

生物多样性研究专著 1

生物多样性研究的原理与方法

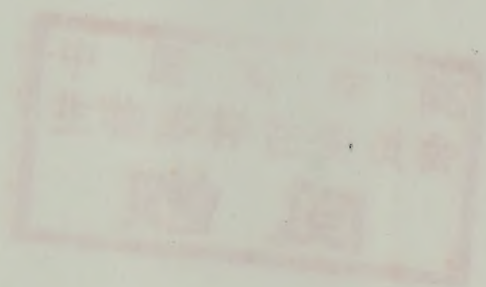
中国科学院生物多样性委员会



中国科学技术出版社

内 容 提 要

生物多样性保护与可持续发展引起了国际社会的普遍关注。本书对生物多样性的概念、研究中国生物多样性的方法进行了比较系统的阐述。主要内容包括生物多样性的概念、生物多样性的分布、生物多样性的保护、生物多样性的利用、生物多样性的监测、生物多样性的评估、生物多样性的保护与可持续发展等。本书可作为高等院校生物、环境、生态、地理、地质、生物、化学、物理、数学、计算机、管理等专业的教材，也可供从事生物多样性保护与可持续发展的科技人员、管理人员、决策者以及自然保护工作者参考。



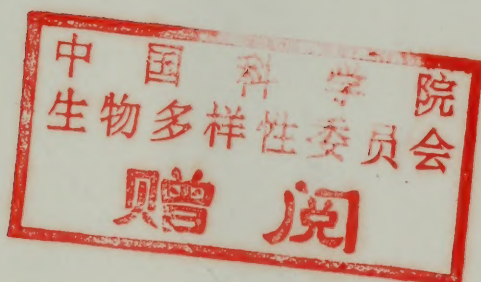
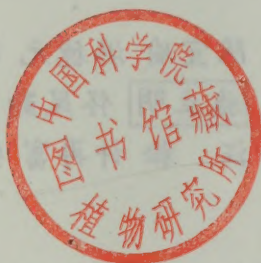
21461

中国科学院图书馆
1994.12.15
S003472



内 容 提 要

近年来生物多样性保护与持续利用引起了国际社会的普遍关注。本书对于生物多样性研究中重要的原理与方法进行了比较详尽的阐述。主要内容包括保护生物学、岛屿生物地理学、种群生存力分析、Meta-种群理论、生物群落多样性的测度、遗传多样性的检测、生物技术与生物多样性保护、野生动物的持续管理等。同时,对生物多样性的研究现状及保护现状等进行了比较全面的评述。该书对于生物学、生态学及环境保护方面的研究人员、有关高等院校的师生以及自然保护工作者具有重要的参考价值。



27461

中科院植物所图书馆



S0014787

生物多样性研究系列专著
编辑委员会

主任：许智宏

委员(以姓氏拼音为序)：

陈灵芝 陈清潮 陈宜瑜 洪德元 胡志昂 李典谟 马克平
钱迎倩 孙鸿烈 施立明 佟凤勤 王 晨 王恩明 王献溥
王祖望 魏江春 汪 松 许再富 张新时 赵士洞

主持单位：中国科学院生物多样性委员会



本集主编：钱迎倩 马克平
责任编辑：金恩梅 姜 伟
正文设计：李 立

58.181
141

生物多样性研究系列专著 1

生物多样性研究的原理与方法

中国科学院生物多样性委员会

中国科学技术出版社

北京

27461

中国科学院植物研究所

主 办 野 生 动 物 形 态 学 研 究 所

主 任：叶 智 夫
委 员：孙 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林

委 员（以姓氏笔画为序）：

陈 光 远 孙 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林
王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林
王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林 王 德 林

主 办 单 位：中国科学院植物研究所

主 办 单 位：中国科学院植物研究所

主 办 单 位：中国科学院植物研究所

主 办 单 位：中国科学院植物研究所

主 办

Biodiversity Studies Series No. 1

Principles and Methodologies of Biodiversity Studies

Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences

Chinese Science and Technology Press, Beijing

(京)新登字 175 号

图书在版编目(CIP)数据

生物多样性研究的理论与方法/钱迎倩,马克平主编。

北京:中国科学技术出版社,1994.9

ISBN 7-5046-1801-2/Q·57

I. 生… II. ①钱… ②马… III. 生物多样性—研究 IV. Q152

中国版本图书馆 CIP 数据核字(94)第 09506 号

中国科学技术出版社出版

北京海淀区白石桥路 32 号 邮政编码:100081

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

机械工业出版社印刷厂印刷

*

开本:787×1092 毫米 1/16 印张:15.75 字数:385 千字

1994 年 9 月第 1 版 1994 年 9 月第 1 次印刷

印数:1-2 000 册 定价:27.50 元

序

各种各样的生物资源是地球上人类赖以生存的基础。然而,由于人类活动的加剧,引起了全球环境的迅速变化。最大限度地保护生物多样性已成为国际社会关注的热点。特别是在 1992 年 6 月举行的联合国环境与发展大会上,包括中国在内的 153 个国家在《生物多样性公约》上签了字,保护生物多样性从而成为世界范围内的联合行动。中国,作为世界上生物多样性特别丰富的国家之一,积极开展生物多样性的保护活动,不仅率先批准了《生物多样性公约》,而且是少数几个最早制订国家级生物多样性保护行动计划的国家之一。

作为中国自然科学研究中心的中国科学院一直积极致力于生物多样性的研究工作。经 40 多年的考察与研究,先后出版了《中国植物志》、《中国动物志》、《中国孢子植物志》、《中国植被》、《中国高等植物图鉴》、《中国植物红皮书》(第一卷)、《中国的生物多样性——现状与保护对策》等一系列专著,并增建和扩建了有关的研究设施如标本馆、植物园、定位研究站等。为中国生物多样性保护与持续利用实践提供了大量的资料 and 措施。为了加强生物多样性研究工作,在原生物多样性工作组的基础上,于 1992 年 3 月成立了中科院生物多样性委员会,统一协调我院的生物多样性研究工作,并与国内外有关机构开展各种形式的合作。

在国家科委、国家基金委等单位的支持下,目前,我院已有相当一批专家正在开展生物多样性方面的研究工作,从基因、物种、生态系统和景观四个水平上研究生物多样性的现状、受威胁或濒危的原因以及保护与恢复的对策,并积极建设全国性的生物多样性信息系统,以期为中国生物多样保护与持续利用提供理论依据。

为了推动我院乃至全国的生物多样性研究工作,及时反映这方面的研究成果,促进跨世纪人才的培养,在继续编译《生物多样性译丛》的基础上,编辑出版《生物多样性研究系列专著》。这套专著的第一批著作将集中介绍生物多样性研究的基本原理与方法,以后将陆续发表研究成果。愿这套专著成为生物多样性研究的窗口,联系我院与有关部门和国内同行的纽带。由于生物多样性研究是综合性和实践性很强的新兴领域,编辑出版这样的系列专著也是我们的初步尝试,希望得到院内外有关专家的积极支持,共同培育这棵刚刚破土而出的新苗。

许智宏

一九九四年七月十日

作者名单(以姓氏拼音为序)

- 陈灵芝 研究员,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 高琼 研究员,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 葛颂 副研,中国科学院植物研究所。北京市香山南辛村 20 号,北京,100093。
- 韩兴国 副研,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 洪德元 院士,中国科学院植物研究所。北京市香山南辛村 20 号,北京,100093。
- 胡志昂 研究员,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 黄建辉 助研,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 黄永青 博士,中国科学院微生物研究所。北京市中关村,北京,100080。
- 季维智 副研,中国科学院昆明动物研究所。昆明市 51 号信箱,昆明,650223。
- 李典谟 研究员,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 李霞 助研,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 李义明 博士,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 马克平 副研,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 钱迎倩 研究员,中国科学院生物多样性委员会。北京市三里河路 52 号,北京,100864。
- 宋延龄 副研,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 陶毅 博士,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 王晨 高工,中国科学院自然与社会协调发展局。北京市三里河路 52 号,北京,100864。
- 王洪新 研究员,中国科学院植物研究所。北京市西外大街 141 号,北京,100044。
- 王祖望 研究员,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 张知彬 副研,中国科学院动物研究所。北京市中关村路 19 号,北京,100080。
- 朱建国 助研,中国科学院昆明动物研究所。昆明市 51 号信箱,昆明,650223。

前 言

生物多样性包括数以百万计的动物、植物、微生物及其与环境形成的生态复合体,以及与此相关的各种生态过程。它是生命系统的基本特征。生命系统是一个等级系统,每个等级或水平上都存在着多样性。其中比较重要的有基因、物种、生态系统和景观四个层次。

由于人类经济活动特别是生物资源的不合理利用的加剧,对生物多样性造成了严重的威胁,已引起国际社会和各国政府的广泛关注。生物多样性保护与持续利用已成为人类与环境领域的中心议题。我国政府和社会各界的有识之士也十分关注中国的生物多样性的保护与利用。中国不仅签署和批准了《生物多样性公约》,而且成为少数几个最早制定国家级生物多样性行动计划的国家之一。作为自然科学研究中心的中国科学院,长期致力于中国的生物多样性(生物资源)的研究工作,为中国生物多样性的保护与持续利用做出了重要贡献。

有效的行动依赖确切的信息。为了促进中国的生物多样性保护事业,履行《生物多样性公约》规定的义务,急待加强生物多样性保护与持续利用的基础研究。然而,目前有关生物多样性研究的理论与方法的书籍又十分缺乏,影响了工作的深入开展。有鉴于此,中国科学院生物多样性委员会组织编写了生物多样性研究系列专著。

生物多样性研究具有应用性强又高度综合的特点,涉及多个学科和领域。如何确定本书的选题范围成为一个棘手而又必须解决的问题。在征求有关专家的意见后,我们选择了“反映学科前沿,围绕当前热点,注重理论与实践结合”作为内容取舍的基本原则。从生物多样性研究现状与发展趋势入手,选择若干热点问题请有关专家根据自己的研究经验并参考大量的文献予以阐述。内容上一般包括“研究简史、基本原理、主要方法 and 研究展望”4个部分。我们期望本书能对中国的生物多样性保护与持续利用研究工作有所促进。但由于时间仓促,从筹划到正式出版仅半年时间,编辑这样理论性较强的书籍又是该领域的新的尝试,加之编者的水平所限,肯定会有挂一漏万,不尽如人意之处,欢迎有关专家、学者和同行朋友们不吝赐教,以便在本系列专著的以后各集中予以弥补。

本书的编写工作得到了中国科学院副院长、中国科学院生物多样性委员会主任许智宏教授的重视与支持,并欣然作序;中国科学院生物多样性委员会学术部负责人张新时院士、李典谟教授、生物多样性委员会副主任、自然与社会协调发展局佟凤勤副局长、宏观生物学处王晨处长等十分关注本书的编写工作。《植物生态学报》副主编胡肄慧女士参加了部分编辑工作,中科院动物所王卫女士协助联系本书的印刷事宜并设计封面,中国科学技术出版社编辑金恩梅女士以及中国标准出版社寇立旺先生等对本书的出版付出了艰辛的劳动,本书的诸位先生、女士们作者不畏辛劳、拨冗撰文给编者留下了深刻的印象。在此,向以上诸位以及所有为本书的出版做出努力的朋友们致以诚挚的谢意。

钱迎倩 马克平

一九九四年七月二十五日



目 录

第一篇 总论

第一章	生物多样性研究的现状与发展趋势	马克平 钱迎倩 王 晨	1
第二章	生物多样性保护现状及其对策	陈灵芝	13

第二篇 原理与方法

第三章	生物多样性保护的若干理论基础	张知彬	36
第四章	Meta-一种群的理论与实践	陶 毅 王祖望	55
第五章	种群生存力分析的主要原理和方法	李义明 李典谟	69
第六章	岛屿生物地理学理论与生物多样性保护	韩兴国	83
第七章	保护生物学的基本原理、方法和研究内容	季维智 朱建国	104
第八章	研究遗传多样性的基本原理和方法	胡志昂 王洪新	117
第九章	遗传多样性及其检测方法	葛 颂 洪德元	123
第十章	生物群落多样性的测度方法	马克平	141
第十一章	生物群落梯度分析方法及其计算软件的比较	高 琼 李 霞	166
第十二章	生态系统内的物种多样性对稳定性的影响	黄建辉	178
第十三章	真菌多样性与森林生态系统的维持与恢复	黄永青	192
第十四章	小型哺乳动物在生态系统中的作用	张知彬	210

第三篇 保护与持续利用

第十五章	生物技术与生物多样性的保护和持续利用	钱迎倩	217
第十六章	野生动物管理与持续利用	宋延龄	225

CONTENTS

I Overview

- 1 Trends in Biodiversity Studies *Ma Keping, Qian Yingqian and Wang Chen* 1
- 2 Present Status of Biodiversity Conservation and Related Issues *Chen Lingzhi*
..... 13

II Principles and Methodologies

- 3 Some Theoretical Basis for the Conservation of Biodiversity *Zhang Zhibin* 36
- 4 Principles and Applications of Metapopulation Theory *Tao Yi and Wang Zuwang*
..... 55
- 5 Principles and Models of Population Viability Analysis *Li Yiming and Li Dianmo*
..... 69
- 6 Island Biogeography and Biodiversity Conservation *Han Xingguo* 83
- 7 Principles and Methodologies of Conservation Biology *Ji Weizhi and Zhu Jianguo*
..... 104
- 8 Basic Principles and Methods for Genetic Diversity Research *Hu Zhiang and Wang Hongxin* 117
- 9 Genetic Diversity and Its Detection *Ge Song and Hong Deyuan* 123
- 10 The Measurement of Community Diversity *Ma Keping* 141
- 11 Gradient Analysis and Its Software Comparison *Gao Qiong and Li Xia* 166
- 12 The Effects of Species Diversity on the Stability of Ecosystems *Huang Jianhui*
..... 178
- 13 Fungus Diversity and Its Role in the Maintenance and Restoration of Ecosystems
Huang Yongqing 192
- 14 The Function of Small Mammals in Ecosystems *Zhang Zhibin* 210

III Conservation and Sustainable Use

- 15 Relationship Between Biotechnology and Conservation and Sustainable Use of Bio-
diversity *Qian Yingqian* 217
- 16 The Sustainable Management of Wildlife *Song Yanling* 225

第一篇 总 论

第一章 生物多样性研究的现状与发展趋势

马克平 钱迎倩 王 晨

1 引言

生物多样性是地球上生命经过几十亿年发展进化的结果,是人类赖以生存的物质基础。然而,随着人口的迅速增长,人类经济活动的不断加剧,作为人类生存最为重要的基础的生物多样性受到了严重的威胁。

当今的世界面临着人口、资源、环境、粮食与能源五大危机,这些危机的解决都与地球上的生物多样性有着密切的关系。生物多样性丰富的国家绝大多数是发展中国家,这些国家中除了中国等少数国家外,人口在不加节制地膨胀,发达国家则利用其富裕的经济实力掠夺发展中国家的资源。发展中国家由于经济和人口的压力以及缺乏对生物多样性保护的意识,造成生物多样性严重丧失。在粮食等作物方面以及畜牧业方面由于追求优质、高产,形成品种单一化,绝大多数具有某些优良性状的动、植物当地品种被淘汰,遗传多样性急剧贫乏(钱迎倩, 1992)。

在过去的 2 亿年中自然界每 27 年有一种植物物种从地球上消失,每世纪有 90 多种脊椎动物灭绝。随着人类活动的加剧,物种灭绝的速度不断加快,现在物种灭绝的速度是自然灭绝速度的 1000 倍(Wilson 等, 1988) ! 很多物种未被定名即已灭绝,大量的基因丧失,不同类型的生态系统面积锐减。无法再现的基因、物种和生态系统正以人类历史上前所未有的速度消失。如果不立即采取有效措施,人类将面临着能否继续以其固有的方式生活的挑战。生物多样性的研究、保护和持续、合理地利用急待加强,刻不容缓。

中国是生物多样性特别丰富的国家(Megadiversity country)之一。据统计,中国的生物多样性居世界第八位,北半球第一位(Braatz 等, 1992)。同时,中国又是生物多样性受到最严重威胁的国家之一。由于生态系统的大面积破坏和退化,使中国的许多物种已变成濒危种(Endangered species)和受威胁种(Threatened species)。高等植物中濒危种高达 4000~5000 种,占总种数的 15%~20%(陈灵芝等, 1993)。在“濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)”列出的 640 个世界性濒危物种中,中国就占 156 种,约为其总数的 1/4,形势是十分严峻的。

凡此种种,都要求我们必须立即开展有关的应用基础研究,为有效的保护行动和持续利用措施提供可靠的依据。这将是不仅影响当代人,而且造福于子孙后代的重大举措。既有重要的理论意义,又可以产生巨大的社会效益。既是中国持续发展的需要,又是国际社会极

为关注,并为之努力工作的重点。

2 生物多样性的概念

生物多样性是生物及其与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程的总和。它包括数以百万计的动物、植物、微生物和它们所拥有的基因以及它们与生存环境形成的复杂的生态系统。因此,生物多样性是一个内涵十分广泛的重要概念,包括多个层次或水平。其中,研究较多,意义重大的主要有基因多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性四个层次(马克平,1993)。

2.1 遗传多样性

遗传多样性是指种内基因的变化,包括种内显著不同的种群间和同一种群内的遗传变异(世界资源研究所等,1992),亦称为基因多样性。种内的多样性是物种以上各水平多样性的最重要来源。遗传变异、生活史特点、种群动态及其遗传结构等决定或影响着一个物种与其它物种及其环境相互作用的方式。而且,种内的多样性是一个物种对人为干扰进行成功反应的决定因素。种内的遗传变异程度也决定其进化的潜势(Solbrig, 1991)。

所有的遗传多样性都发生在分子水平,并且都与核酸的理化性质紧密相关。新的变异是突变的结果。自然界中存在的变异源于突变的积累,这些突变都经受过自然选择。一些中性突变通过随机过程整合到基因组中。上述过程形成了丰富的遗传多样性。

遗传多样性的测度是比较复杂的,主要包括三个方面即染色体多态性、蛋白质多态性和 DNA 多态性。染色体多态性主要从染色体数目、组型及其减数分裂时的行为等方面进行研究;蛋白质多态性一般通过两种途径分析,一是氨基酸序列分析,一是同工酶或等位酶电泳分析,后者应用较为广泛。DNA 多态性主要通过 RFLP(限制片段长度多态性)、DNA 指纹(DNA fingerprinting)、RAPD(随机扩增多态 DNA)和 PCR(聚合酶链式反应)等技术进行分析。此外,还可应用数量遗传学方法对某一物种的遗传多样性进行研究。虽然,这种方法依据表型性状进行统计分析,其结论没有分子生物学方法精确,但也能很好地反映遗传变异程度,而且实践意义大,特别对于理解物种的适应机制更为直接(Solbrig, 1991)。

2.2 物种多样性

此处的物种多样性是指物种水平的生物多样性,与生态多样性研究中的物种多样性不同。前者是指一个地区内物种的多样化,主要是从分类学、系统学和生物地理学角度对一定区域内物种的状况进行研究;而后者则是从生态学角度对群落的组织水平进行研究。物种多样性的现状(包括受威胁现状),物种多样性的形成、演化及维持机制等是物种多样性的主要研究内容。物种水平的生物多样性编目即物种多样性编目是一项艰巨而又急待加强的课题,是了解物种多样性现状包括受威胁现状及特有程度等的最有效的途径。然而,目前我们甚至不能将地球上的物种估计到一个确定的数量级(世界资源研究所等,1992; Wilson 等,1988),其变化幅度为 500 万至 3000 万种(Wilson 等,1988),甚或 200 万至 1 亿种(世界资源研究所等,1992)。即使是目前已定名或描述的物种数目也不十分清楚,一种说法为 140 万种(世界资源研究所等,1992; Wilson 等,1988),一种说法为 170 万种(Wilson, 1985; Tangley, 1986; Shen, 1987)。要想搞清这些问题,困难是相当大的。此外,物种的濒危状况、灭绝速率及原因,生物区系的特有性,如何对物种进行有效地保护与持续利用等都是物种多样性研究的内容。

2.3 生态系统多样性

生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境差异、生态过程变化的惊人的多样性(McNeely, 1990)。此处的生境主要是指无机环境,如地貌、气候、土壤、水文等。生境的多样性是生物群落多样性甚至是整个生物多样性形成的基本条件。生物群落的多样性主要指群落的组成、结构和动态(包括演替和波动)方面的多样化。从物种组成方面研究群落的组织水平或多样化程度的工作已有较长的历史,方法也比较成熟。自1943年Williams提出物种多样性概念(Fisher等, 1943)以来发表了大量的论文和专著讨论有关物种多样性的概念、原理及测度方法以及形成原因或主要影响因素等问题(Magurran, 1988)。不论怎样定义多样性,它都是把物种和均匀度结合起来的一个单一的统计量(Pielou, 1975)。此处的均匀度可以用不同物种的个体数目的分布、生物量的分布或盖度的分布来测度。其中物种的生物量是一个比较合理的指标(Pielou, 1975),但个体数目应用的较多,主要是资料的限制。目前提出的大量的生态多样性指数可分为三类: α 多样性指数、 β 多样性指数和 γ 多样性指数(Whittaker, 1972)。 α 多样性指数用以测度群落内的物种多样性; β 多样性指数用以测度群落的物种多样性沿着环境梯度变化的速率或群落间的多样性; γ 多样性指数则是一定区域内总的物种多样性的度量。生态过程主要是指生态系统的组成、结构与功能在时间上的变化以及生态系统的生物组分之间及其与环境之间的相互作用或相互关系。这是生物多样性研究中非常重要的方面。

2.4 景观多样性

景观多样性就是指由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观在空间结构、功能机制和时间动态方面的多样化或变异性。

景观是一个大尺度的宏观系统,是由相互作用的景观要素(Landscape element)组成的,具有高度空间异质性的区域。景观要素是组成景观的基本单元,相当于一个生态系统。依形状的差异,景观要素可分为嵌块体(Patch)、廊道(Corridor)和基质(Matrix)。嵌块体是景观尺度上最小的均质单元,它的起源、大小、形状和数量等对于景观多样性的形成具有十分重要的意义。廊道是具有通道或屏障功能的线状或带状的景观要素,是联系嵌块体的重要桥梁和纽带。按照来源的不同,廊道可以分为:干扰廊道(Disturbance corridors)、栽植廊道(Planted corridors)、更新廊道(Regenerated corridors)、环境资源廊道和残余廊道。不同的廊道适合不同的景观类型。例如,防火隔离带和传输线等干扰廊道适于森林景观,而防护林带和绿篱等栽植廊道则适于农业景观。基质是相对面积大于景观中嵌块体和廊道的景观要素,它是景观中最具连续性的部分,往往形成景观的背景。基质具有三个特点:①相对面积比景观中的其它要素大;②在景观中的连接度最高;③在景观动态中起最重要的作用。由于能量、物质和物种在不同的景观要素中呈异质分布,而且这些景观要素在大小、形状、数目、类型和外貌上又会发生变化,这就形成了景观在空间结构上的高度异质性(Forman等, 1986; Hudson, 1991)。

景观功能是指生态客体即物种、能量和物质在景观要素之间的流动。景观异质性可降低稀有的内部种(Interior species)的丰富度,增加需要两个或两个以上景观要素的边缘种(Edge species)的丰富度。物种的繁衍和扩张可能消除、改变或创造整个景观要素,同时其迁移又受到景观异质性的制约(Forman等, 1986)。随着空间异质性的增加,会有更多的能量流过景观要素的边界。矿质养分不仅可以流入和流出景观,而且还可以通过动物、水和风

等的作用在景观要素间流动。所有这些都属于景观功能多样性的范畴。

自然干扰、人类活动和植被的演替或波动是景观发生动态变化的主要原因。近年来,特别是自 70 年代以来森林的大规模破坏造成的生境的片段化、森林面积的锐减以及结构单一的人工生态系统的大面积出现严重地影响了景观的变化过程(Harris 等, 1984),形成了极为多样的变化模式。其结果是增加了景观的多样性,给生物多样性的保护造成了严重的障碍。

景观多样性的研究越来越受到人们的重视,特别是在景观格局与生物多样性保护(Noss, 1983; Hudson, 1991)、生境特别是森林的片段化对生物多样性的影响(Harris, 1984; Soule, 1989)、景观的异质性与景观多样性的测度(Romme, 1982; Forman 等, 1986; 李哈滨等, 1988, 1992; Turner 和 Gardner, 1991; 伍业钢等, 1992)以及人类活动对景观多样性的影响与景观规划与管理(Naveh 等, 1984; Hudson, 1991)等方面都引起了广泛的关注。

3 国内外研究现状与发展趋势

3.1 概述

保护生物多样性是保护自然或保护地球中的一个重要部分。美国的 Fairfield Osborn 在 1948 年出版的《我们被掠夺的星球》(Our Plundered Planet)一书中已提到了“自然界的各种因素和力量协调地活动”,演奏“地球交响曲”(Earth-symphony)。其中特别提到“地球上不能没有森林、草地、土壤、水分和动物,如果缺少其中任何一种,地球将死亡,会变得像月亮一样”。在同一本著作中 Osborn 也预见到人口膨胀的问题。这本很有预见性的书被人们认为是 Osborn 作为保护自然先驱的一本代表性的著作(Western 等, 1989)。

60 年代始,国际上出现了关心人类环境的热潮。1962 年 Rachael Carson 的《寂静的春天》的出版,标志着这一阶段的开始。

联合国于 1972 年召开了第一次人类环境会议,对人类面临的环境问题包括生物多样性的保护,形成了一系列决议(联合国环境规划署, 1982)。1980 年联合国环境规划署(UNEP)、国际自然与自然资源保护联盟(IUCN)和世界自然基金会(WWF)共同制定了《世界自然保护纲要》(World Conservation Strategy),注意到了保护与发展之间不可分割的联系,同时强调了“持续性发展”的必要性(IUCN/UNEP/WWF, 1980)。

1987 年世界环境与发展委员会的报告《我们共同的未来》(Our Common Future)探索了解决人类经济活动与自然资源持续利用之间矛盾的途径,明确提出了“持续发展”的思想(World Commission on Environment and Development, 1987)。

《世界自然保护纲要》的第二版《关心地球》(Caring for the Earth—A Strategy for Sustainable Living)于 1991 年出版,再一次强调了国际社会调整政策、降低过度消耗,保护地球上的生命且在地球承载力内生存的必要性(IUCN/UNEP/WWF, 1991)。

联合国环境规划署在 1987~1988 年起草的“1990~1995 年联合国全系统中期环境方案”中提出了保护生物多样性的目标、策略以及实施方案。IUCN 在 1984~1989 年间起草并多次修改《生物多样性公约》,经多次政府间谈判之后,该公约于 1992 年 6 月在巴西里约热内卢召开的联合国环境与发展大会上通过,当时有 150 多个国家的首脑在公约上签字(马克平等, 1994)。该公约已于 1993 年 12 月 29 日正式生效。目前,已有 50 多个国家政府批准

了《公约》。该公约是生物多样性保护持续利用进程中具有划时代意义的文件。

IUCN 于 1994 年 1 月在阿根廷布宜诺斯艾利斯召开第十九届大会。主题是“关心地球及其居住者”，这是继 1992 年联合国环发大会后的又一次讨论保护自然和人类环境的重要会议。目前，有关的国际组织或机构以及许多国家政府都纷纷致力于生物多样性保护事业，开展各种研究项目，举行各种学术会议，建立全球或区域性的监测网络等。

国际科学联合会(ICSU)所属的国际生物科学联合会(IUBS)自 1983 年始，在热带 10 年计划(Decade of the Tropics)中就开展了“热带生态系统的物种多样性及其重要性”研究项目。并于 1989 年 6 月与国科联环境问题委员会(SCOPE)一起召开了“生物多样性的生态系统功能研讨会”。继而，这两个组织与联合国教科文组织(UNESCO)一起于 1992 年 10 月联合召开了“生物多样性编目与监测研讨会”。同时联合发起了一个全球性的生物多样性合作研究项目，共包括 4 个方面：①生物多样性的生态系统功能；②生物多样性的起源、维持和丧失；③生物多样性的编目和监测；④栽培种野生近缘的多样性。于 1993 年 3 月在巴黎召开了该国际合作项目的第一次会议(di Castri 等, 1992; 赵士洞, 1993a, 1993b)。世界保护监测中心(WCMC)长期以来对物种的濒危程度、濒危原因以及世界范围内自然保护区的现状与动态趋势进行监测。此外，美国的 Smithsonian 研究院、自然保护组织(Nature Conservancy)等也都开展规模较大的生物多样性研究项目(马克平等, 1994)。

纵观该领域的研究现状可以看出以下 7 个方面已成为当前生物多样性研究的热点：①生物多样性的调查、编目及信息系统的建立；②人类活动对生物多样性的影响；③生物多样性与生态系统功能；④生物多样性的长期动态监测；⑤物种濒危机制及保护对策的研究；⑥栽培植物与家养动物及其野生近缘的遗传多样性研究；⑦生物多样性保护技术与对策。

3.2 生物多样性的调查、编目及信息系统的建立

至今没有一个人能对世界上生物的物种有一个确切的数字。说明在世界范围内生物的调查、订名的工作远远没有做完。其中昆虫尤为突出，估计全世界昆虫可能高达 3000 万种(Erwin, 1983)，但已描述的仅 75.1 万种(McNeely, 1990)。我国约占 1/10，但目前已记载的仅 4.2 万种。从中国科学院动物所昆虫标本馆收藏标本的范围来看，全国被考察过的面积仅占 1/3 左右。

编目工作包括有物种、生态系统以及遗传资源的信息，主要是建立数据库。在此基础上建立生物多样性信息系统，包括数据库、图形库、模型库以及专家系统库。信息系统的目的主要在于利用系统中各种数据库建立有关生物多样性监测和评估模型、生物多样性空间分布及其形成机制模型、重要物种长期种群动态模型、系统的演替模型等。为了提高建模工作效率，缩短建模周期，信息系统应建立一个分析、建模的硬件和软件环境。这些模型和建模环境共同构成信息系统的模型库。从各种理论模型结果到将其用于具体的、实际的生物多样性保护和持续利用活动，一般需要结合大量的专家的经验性知识。这是生物多样性保护与生物资源持续利用的专家系统。同样，这些专家系统和专家系统软件环境构成信息系统的专家系统库。

美国内务部专门成立了直属其下的第一个生物调查委员会，开展生物调查编目工作(Yoon, 1993)。国际上知名机构 WCMC(World Conservation Monitoring Centre)在这方面已有大量的工作积累。Nature Conservancy 也建有规模较大的生物多样性信息系统。中国科学院的“中国生物多样性信息系统”正在建设中。最近中国科学院生物多样性委员会与

WCMC 签定了一个协议,有待于下一步进行实质性的合作。

3.3 人类活动对生物多样性的影响

人类活动不断加剧,致使生物多样性受到的威胁日益严重。被誉为“物种宝库”的热带雨林正以每年 20 万平方公里的速度锐减,天然草场以每年 10 万平方公里的速度荒漠化(Western 等, 1989)。昔日连绵不断的森林景观,现已多是残斑缺部。这种生境片段化或岛屿化的现象是当前生物多样性大规模丧失的主要原因。Diamond(1989)在分析物种灭绝的原因时总结了四点,他称其为“灾祸四重奏”(Evil Quartet),即①生境的破坏或片段化;②过度掠取动物和植物;③外源种的引入;④由上述三个原因导致的次生灭绝效应(Secondary extinction effect)。这“灾祸四重奏”中每一个因素无一例外的都源于人类活动。据估计(Wilson, 1988),在过去的 60 亿年中物种的自然灭绝速率大约是每年 1 种,而现在由于人类活动所引起的物种灭绝速率至少 1000 倍于此。美国“全球 2000 年度总统报告书”(The Global 2000 Report to the President)中指出,若人类不采取有效措施的话,在 1980 至 2000 年的 20 年中将会有 150 万~200 万种生物(占物种总数的 15~20%)从地球上消失(Ehrlich 和 Ehrlich, 1981; Western, 1989)。鉴于这种严峻的现实,人类活动对生物多样性的影响的研究已引起国际社会的广泛关注。

这方面的研究主要包括探讨个体、种群、生态系统对人类干扰方式、强度和频度的反应;土地和水资源利用方式的变化对物种多样性和生态学过程的影响;人类引起的和其它环境变化对物种进化的影响;生态系统的片段化对生物多样性和生态学过程的影响;全球变化对生物多样性的影响;以及退化生态系统的恢复等方面(Soule 等, 1989; Ledig, 1992; Paoletti 等, 1992; Franklin, 1993)。其依据的理论基础主要是岛屿生物地理学、恢复生态学和保护生物学等。

3.4 生物多样性与生态系统功能

生态系统生态学着眼于不同时空尺度上系统对能量和物质的获取、贮存和传递过程。在研究生态系统功能与环境之间关系时,只注重生态过程而非物种组成。然而,事实上物种组成抑或物种多样性和基因多样性对于相应的生态系统功能的发挥是十分重要的。

景观改变造成的物种、生物群落和生态系统的大量丧失迫使人们重视生物多样性与生态系统功能关系的研究。特别是 IUBS、SCOPE 和 UNESCO 联合组织的全球性生物多样性研究项目把“生物多样性的生态系统功能”作为其项目的四个主题的第一项(di Castri, 1990)。IUBS 早在 1983 年开始的“热带 10 年计划”(Decade of the Tropics)的“热带生态系统的物种多样性及其重要性”(Species Diversity and Its Significance in Tropical Ecosystems)中就开展了这方面的研究工作。上述三个组织分别于 1989 年和 1991 年召开了以“生物多样性的生态系统功能”为主题的学术讨论会,并正式出版了“From Genes to Ecosystems: A Research Agenda for Biodiversity”(Solbrig, 1991)和“Biodiversity and Ecosystem Function”(Schulze 和 Mooney, 1993)两本专著。

这一领域研究的问题主要有:生物多样性怎样影响生态系统抵御不利环境的能力或者说生物多样性与生态系统维持或稳定的关系如何?景观的改变如何通过影响不同水平生物多样性的变化而影响生态系统功能?物种之间相互关系怎样影响生态过程,继而影响生态系统功能?生态系统的关键种及其作用如何?生态系统中是否存在物种冗余(Species redundancy)?不同类群的生物怎样影响生态系统功能等(Solbrig, 1991; di Castri, 1990;

Schulze 和 Mooney, 1993)。

3.5 生物多样性的长期动态监测

生物多样性的动态监测工作始于本世纪 80 年代初叶,主要是美国的一些研究机构如 Smithsonian Institution 和 Nature Conservancy 等在南美洲开展的若干生物多样性动态监测项目。选择了不同类型和不同区域的热带雨林设立固定监测样地,组成监测网络(马克平等, 1994)。尽管这些项目在网络建设、组织协调等方面还不够完善,但是迈出了可喜的第一步。近年来,某些国际组织如国际生物科学联合会(IUBS)、环境问题委员会(SCOPE)和联合国教科文组织(UNESCO)等正在积极努力,筹建世界生物多样性研究网络。开展“生物多样性的编目和监测”国际合作计划(赵士洞, 1993a),为全球生物多样性的保护与持续利用提供基本的科学依据。

中国虽然还没有开展生物多样性监测工作,但具有较好的基础。首先,经过几十年的生物资源及有关的环境资源的考察,初步了解了中国生物资源和生态系统的现状及分布格局,同时培养了一大批专家和专业技术人员;第二,出版了大量的专著和论文;第三,建立了几十个专门的研究所,上百个生态系统定位研究站,700 多处自然保护区和若干生物多样性研究站;第四,建立了专门的组织协调机构如中国科学院生物多样性委员会、中国科学院生态系统研究网络科学委员会等;第五,与有关的国际组织建立了良好的业务关系。

在此基础上,以重点生态系统类型、重要生物类群和关键地区或地点为对象;以服务于中国生物多样性保护与持续利用并与国际上相关领域的研究接轨为原则;采用标准化、规范化的统一方法和点面结合的网络途径,建立“中国生物多样性动态监测网络”。从而,对中国生物多样性的动态变化及其受人类活动干扰后的恢复过程进行监测。这方面的研究,不仅可以为中国生物多样性的保护提供基本资料和有效的措施,而且还可以建立生物多样性持续利用的示范模式,是中国持续发展不可缺少的重要环节。同时,作为全球生物多样性监测网络的组分之一,为全球生物多样性保护策略的完善与实施提供重要依据。

3.6 物种濒危机制及保护对策的研究

据国际自然与自然资源保护联盟的物种保护监测中心估计,全球有 10% 的物种面临灭绝,到本世纪末,将有 15%~20% 的物种从地球上消失;如果不采取有效措施,灭绝速率可能超过 20%(Myers, 1988),形势十分严峻。更为严重的是我们对于濒危物种知识的贫乏(见下表)。

保护所面临的严重局面[据 Woodruff(1989)估计]

了解程度不同的物种数目	数量级
1988 年存在的物种数目	10^7
已经描述的物种数目	10^6
生态与行为上了解的物种数目	10^4
遗传上了解的物种数目	10^3
可以用科学方法管理的物种数目	10^2

“保护物种就是保护人类自己”,“一个基因关系到一个国家经济的兴衰;一个物种影响一个国家的经济命脉”已不是科学家们的宣传口号,而是被多个实例证明的事实。然而,贫乏的物种生物学知识严重地影响了物种保护行动。近年来,世界各国有有关的科学家都在开展

这方面的研究工作。特别是1985年以来,保护生物学的创立与发展大大促进了这一领域的研究。其内容主要包括濒危物种生殖生物学研究;濒危物种群体遗传学与生态遗传学研究;濒危物种种群生存力分析;以及在此基础上进行濒危物种保护对策的研究等(Soule等,1989;Falk和Holsinger,1991;Roberts,1992;Orians,1993)。

3.7 栽培植物与家养动物及其野生近缘的遗传多样性研究

遗传信息储存在染色体和细胞器基因组的DNA序列中。虽然动植物和其他生物一样,都能准确地复制自己的遗传物质DNA,将自己的遗传信息一代一代地遗传下去,保持遗传性状的稳定性,但有许多因素能影响DNA复制的准确性。这些影响因素有的是来自外界的,有的是本身的。可能引起的变化是多种多样的,小的可能是一个碱基对的变化,大的可能由于DNA片断的倒位、易位、缺失或转座而引起多个碱基对的变化,从而导致不同程度的遗传变异。随着遗传变异的不断积累,遗传多样性的内容也就不断地得到丰富。

这些遗传变异是物种进化的重要原料储备,一个物种的遗传变异愈丰富对环境变化的适应性就愈大。反之,遗传多样性贫乏的物种通常在进化上的适应性就弱。也就是说,群体内的遗传变异反映了物种的进化潜力。从保护生物学的角度对物种遗传多样性的了解,有助于物种濒危原因的探讨以及对物种“命运”的预测。这就是制定合理保护对策的科学依据;家养动物和植物的遗传多样性在某种意义上也就是宝贵的遗传资源。因此对遗传多样性的深入了解不但是现代动植物遗传育种的基础,而且也是为了适应未来人类需求的变化培育相应的品种作准备。特别是随着当代生物技术的迅猛发展,基因转移技术的日益成熟,这种研究更具现实意义(陈灵芝等,1993)。

众所周知,物种水平的多样性到目前为止我们还远非了解(世界资源研究所等,1992)。述及遗传多样性,情况就更令人失望了。据Woodruff(1989)统计,仅有约几千个物种进行过遗传学研究,后者仅占已描述物种的很小一部分。而对这种状况,唯一的出路在于确定优先重点(Ledig,1988)。目前,国际上遗传多样性研究最多的生物类群就是家养动物与栽培植物及其野生近缘(Western等,1989;Falk等,1991;Ledig,1988;Soule等,1989;Solbrig,1991)。IUBS-SCOPE-UNESCO的生物多样性合作研究项目也把“栽培种野生亲本的生物多样性”列为其项目的四大主题之一(di Castri,1990)。

这方面研究可为遗传资源保存、品种改良以及生物生产力提高提供重要理论依据。

3.8 生物多样性的保护管理

这方面研究包括自然保护区及国家公园的布局、规划、设计及管理;对特有或濒危物种保护区外的保护;各种迁地保护的方法以及生物技术在生物多样性保护上的应用;对某一个地区生物多样性持续利用的方法及策略以及迁地生物重返自然等等(世界资源研究所等,1992;Soule等,1989;Falk和Holsinger,1991;IUCN/UNEP/WWF,1991;钱迎倩,1994)。

近十年来,国际上出现了一门新兴的学科——保护生物学,应该说,保护生物学是生物多样性保护的理论与实践的基础,其主要目的在于:①明确保护的问题;②建立正确的程序;③使科学和管理之间建立一个桥梁,使科学家熟悉保护的问题,使管理者熟悉生物学的问题;④提供科学的保护与管理。保护生物学的发展很快,美国1985年成立了保护生物学学会。目前已有4000个以上会员,并专门出版一本杂志,名称就是“Conservation Biology”。第八届年会于1994年6月7~12日在墨西哥召开。

4 结语

综上所述,生物多样性的保护与持续利用研究已受到国际社会的普遍关注,成为当今人类环境与发展领域的中心议题之一。特别是引起了各国政府和有关国际组织的高度重视,在进行生物多样性保护实践的同时,开展了大量的基础研究工作,为生物多样性的有效保护奠定了基础(Western 和 Pearl,1989; Western, 1992)。

我国由于种种原因,这一领域的研究起步较晚,基础薄弱。虽然开展了多次大规模的生物资源普查,但目前仍处于家底不清的状态,过去的工作多集中于高等植物及大型动物,而对其它类群则了解甚少,对于生态系统和基因水平的生物多样性研究则更嫌不足。目前,虽然有一些研究项目正在开展,但与实际需要相比还有很大距离。仅以野生动物的研究为例,我国的国家重点保护野生动物名单是 70 年代制定的,至今已有近 20 年的历史了。但是,其中大多数动物的数量、分布区、栖息地状况、受威胁的程度和原因以及人类活动对其生存的影响等还缺乏了解。处于这种状态的国家重点保护野生动物中,哺乳类和鸟类占 80%,两栖爬行类占 90%,鱼类占 70%。严重影响了保护的效果。随着经济的发展,人口的增加,给生物多样性造成的压力越来越大。生态系统遭受破坏的过程尚在继续,大批物种正在急剧减少乃至绝灭。然而,我们对于生物多样性受威胁的程度、原因等又缺乏了解,生物多样性动态变化的监测几近空白。因此,组织有关部门的研究力量,将不同类群与不同水平的研究有机结合,设立系统性、科学性强的重大项目,全面深入地开展中国生物多样性的保护生物学等基础研究已成为当务之急。无论是从中国的实际需要考虑,还是从缩小与国际同类研究的差距着想都是十分必要而紧迫的。

参考文献

- 马克平. 1993. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1(1):20—22
- 马克平, 钱迎倩. 1994. 《生物多样性公约》的起草过程与主要内容. 生物多样性, 2(1): 54—57
- 马克平, 王恩明. 1994. 生物多样性监测研讨班在美国举办. 生物多样性, 2(3):184—186
- 李哈滨, J. F. Franklin. 1988. 景观生态学——生态学领域里的新概念构架. 生态学进展, 5(1):23—33
- 李哈滨, 伍业钢. 1992. 景观生态学的数量研究方法. 见刘建国(主编). 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 209—223
- 伍业钢, 李哈滨. 1992. 景观生态学的理论发展. 见刘建国(主编). 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 30—39
- 陈灵芝(主编). 1993. 中国的生物多样性——现状与保护对策. 北京: 科学出版社
- 赵士洞. 1993a. 推进全球生物多样性研究的重大步骤——生物多样性的编目和监测国际研讨会简介. 应用生态学报, 4(1):109—110
- 赵士洞. 1993b. “生物多样性的编目与监测”项目科学委员会首次会议在巴黎召开. 应用生态学报, 4(3): 342
- 钱迎倩. 1992. 生物多样性的保护与永续利用. 科技导报, (5): 36—38
- 钱迎倩. 1994. 生物多样性与生物技术. 中国科学院院刊, (2): 40—44

- 世界资源研究所(WRI)等. 1992. 中国科学院生物多样性委员会译. 1993. 全球生物多样性策略. 北京: 中国标准出版社
- 联合国环境规划署. 1982. 程振华等译. 1988. 世界环境. 北京: 中国环境科学出版社
- Carson, M. 1962. 吕瑞兰译. 1979. 寂静的春天. 北京: 科学出版社
- Forman, R. and M. Godron. 1986. 肖笃宁等译. 1990. 景观生态学. 北京: 科学出版社
- McNeely, J. 1990. 李文军等译. 1992. 保护世界的生物多样性. 见中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 1—194
- Braatz, S. et al. 1992. *Conserving Biological Diversity—A Strategy for Protected Areas in the Asia-Pacific Region*. Washington, D. C. ; the World Bank
- di Castri, F. 1990. Ecosystem function of biological diversity. *Biology International* (Special Issue, No. 22)
- di Castri, F. et al. 1992. Inventoring and monitoring biodiversity. *Biology International* (Special Issue, No. 27)
- Diamond, J. 1989. Overview of recent extinctions. In Western, D. and M. C. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-First Century*, Oxford: Oxford University Press, 37—41
- Ehrlich, P. R. & A. H. Ehrlich. 1981. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. New York: Random House
- Erwin, T. L. 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. In Sutton, S. L., T. C. Whitmore and A. C. Chadwick (eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 59—76
- Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.). 1991. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford: Oxford University Press
- Fisher, R. A. et al. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12: 42—58
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes. *Ecological Applications*, 3(2): 202—205
- Harris, L. D. (ed.). 1984. *The Fragmented Forest—Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity*. Chicago: The University of Chicago Press
- Hudson, W. E. (ed.). 1991. *Landscape Linkages and Biodiversity*. Washington, D. C. : Island Press
- IUCN/UNEP/WWF. 1980. *World Conservation Strategy, Living Resources Conservation for Sustainable Development*. Gland, Switzerland
- IUCN/UNEP/WWF. 1991. *Caring for the Earth, a Strategy for Sustainable Living*. Gland, Switzerland
- Ledig, F. T. 1988. The conservation of diversity in forest trees. *BioScience*, 38: 431—439
- Ledig, F. T. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos*, 63:

- Magurran, 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press
- Myers, N. 1988. Threatened biotas: "Hotspots" in tropical forests. *Environmentalist*, 8: 1—20
- Naveh, Z. et al. 1984. *Landscape Ecology: Theory and Application*. New York: Springer—Verlag
- Noss, R. F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience*, 33 (11): 700—706
- Orians, G. H. 1993. Endangered at what level? *Ecological Applications*, 3(2): 206—208
- Paoletti, M. G. et al. 1992. Agroecosystem biodiversity: matching production and conservation biology. In Paoletti, M. G. and D. Pimentel. *Biotic Diversity in Agroecosystems*. Amsterdam: Elsevier, 3—23
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. New York: John Wiley & Sons Inc.
- Roberts, L. 1992. How to sample the world's genetic diversity. *Science*, 257: 1204—1205
- Romme, W. H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecol. Monogr.*, 52: 199—221
- Schulze, Ernst—Detlef and Harold A. Mooney, (eds.). 1993. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin Heidelberg: Springer—Verlag
- Shen, S. 1987. Biological diversity and public policy. *BioScience*, 37(10): 709—712
- Solbrig, O. T. (ed.). 1991. *From Genes to Ecosystems—A Research Agenda for Biodiversity*. Paris: IUBS
- Soule, M. E. and K. A. Kohn. 1989. *Research Priorities for Conservation Biology*. Washington, D. C.: Island Press
- Tangley, L. 1986. Biological diversity goes public. *BioScience*, 36(11): 708—711(715)
- Turner, M. G. and R. H. Gardner. 1991. *Quantitative Methods in Landscape Ecology: the Analysis and Interpretation of Landscape Heterogeneity*. New York: Springer—Verlag
- Western, D. 1992. The biodiversity crisis: a challenge for biology. *Oikos*, 63: 29—38
- Western, D. and M. C. Pearl. (eds.). 1989. *Conservation for the Twenty—First Century*. Oxford: Oxford University Press
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, 21: 213—251
- Wilson, E. O. 1985. The biological diversity crisis. *BioScience*, 35(11): 700—706
- Wilson, E. O. et al. 1988. The current state of biological diversity. In Wilson, E. O. (ed.). *Biodiversity*. Washington, D. C.: National Academy of Sciences Press, 3—18
- Woodruff, D. S. 1989. The problems of conserving genes and species. In Western, D. and M. C. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*, Oxford: Oxford University Press, 76—88
- World Commission on Environment and Development. 1987. *Our Common Future*. Ox-

ford; Oxford University Press

Yoon, C. K. 1993. Counting creatures great and small. *Science*, 260: 619–622

第二章 生物多样性保护现状及其对策

陈灵芝

生物多样性保护是国际关注的全球环境问题之一。当今国际上生态学的三大热点为全球变化、生物多样性及生态系统的持续发展(Lubchenco 等,1991)。这三大热点既有各自的重点,又存在着相互的联系。全球变化必将影响到生物多样性,生物多样性的保护与持续利用能否实现,则与经济持续发展包括生态系统持续发展相关联。全球环境问题直接关系到人类生存与发展。这些环境问题的出现,是人类有意或无意造成的,人们并未意识到它们的后果。在社会发展现阶段,应让民众了解全球环境问题的现状。只有决策者和民众意识到,要保证经济持续发展,必须妥善处理长远利益与眼前利益的关系,才能使全球环境问题逐步得到解决。1992年在巴西召开的联合国“环境与发展大会”上多国首脑已签署了《生物多样性公约》。随着《公约》的签订有一系列后续行动。中国已制订了《中国生物多样性保护行动计划》。这将对生物学家、生态学家、自然保护学者提出一系列任务。《全球生物多样性策略》一书中明确提出对生物多样性“挽救、研究和持续利用”的目标(WRI 等,1992)。生物多样性保护不再是被动消极的保护,而是要把挽救与持续利用相结合,挽救与恢复和重建生物多样性相结合,要达到这一目标,基础理论和应用基础研究是生物多样性保护的理论依据。早在《世界自然保护纲要》中指出,首先,生物多样性保护是自然保护的三个主要基础之一;第二要维持基本生态过程和生命维持系统;第三确保物种和生态系统的持续利用。实际上它已提出了生物多样性保护的方向。

1 生物多样性的概念

生物多样性是指各种生命形式的资源,它包括数百万种的植物、动物、微生物、各个物种所拥有的基因和由各种生物与环境相互作用所形成的生态系统,以及它们的生态过程。地球上的生命多种多样,各个物种会产生各自变种,同一物种个体之间也会有所差异。各种不同的物种群集在一起形成群落。生物群落之间存在着相互作用并与所生存的环境产生相互影响,进而组成生态系统。在一定地区内有着多种多样的生态系统镶嵌分布,形成各种景观类型。从生物多样性概念中可以看出,它包括4个层次,即遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性。

1.1 遗传多样性

广义的遗传多样性是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和。也就是各种生物所拥有的多种多样的遗传信息。狭义的遗传多样性主要是指种内个体之间或一个群体内不同个体的遗传变异总和。在物种内部因生存环境不同也存在着遗传上的多样化。各种家养动物及其地方品种、丰富多彩的品种都拥有异常丰富的遗传多样性。基因是由父代遗传下来的生物化学单位,它决定后代的物理和生化特征。一个物种虽然大部分基因相似,但有些基因中也有细微变化,有的觉察不出,有的则在形态、生理上表现出来。人们往往忽视遗传多样性的保护,这是一个非常值得注意的问题。

1.2 物种多样性

所谓物种是指一类遗传特征十分相似、能够交配繁殖出有繁育能力后代的有机体,这就是一个物种。地球表面动物、植物、微生物的物种数量,据科学家的估计约 500 万至 3000 万种(Wilson, 1988)。

1.3 生态系统多样性

在地球上的各个区域,即使有相似的自然条件,也存在着多种多样的生态系统。生态系统由植物群落、动物群落、微生物群落及其栖息地环境的非生命因子(光、空气、水、土壤等)所组成。群落内部,群落之间以及与栖息环境之间存在着极其复杂的相互关系,它们主要的生态过程包括能量流动、水分循环、养分循环、土壤形成、生物之间的相互关系如竞争、捕食、共生、寄生等。

1.4 景观多样性

景观的定义是指以一组重复出现的、具有相互影响生态系统组成的异质性陆地区域。景观的结构、功能和动态是景观三个最主要特征。而景观异质性是作为一个景观结构属性,而且结构对功能和过程将产生重要影响(伍业纲等,1992)。地球表面的景观多样性是人类与自然相互作用的结果。地球表面有各种景观,如农业景观、森林景观、草地景观、荒漠景观、城市景观,果园景观等等。

2 生物多样性的价值

生物多样性也就是生物资源,有的生物已被人们作为资源所利用,另有更多生物,人们尚未知其利用价值,是一种潜在的生物资源。生物多样性的价值往往不被人们所重视,一般人们利用生物资源时,没有经过市场流通而直接被消费,只是取而用之而已。因此,必须设计一种评价方法,来计算生物多样性对国民经济的贡献,这样才能引起人们对生物多样性保护的重视。

2.1 生物多样性的直接价值

生物多样性为人类提供了基本食物,全世界估计有 8 万余种陆生植物,而现在仅有 150 余种被大面积种植作为食品。世界上 90% 食物来源于 20 个物种。目前人类所需的粮食的 75% 是来自小麦、水稻、玉米、马铃薯、大麦、甘薯和木薯 7 种作物。前三种又占总产量的 70% 以上。各种家禽、家畜、鱼类、海产为人类提供必要的蛋白质,各种蔬菜、水果、菌类均为人类日常生活所必需。随着人口增长,人民生活改善,需要大力发展粮食作物和各类经济植物。开发新的食品和改良作物及家畜、家禽和鱼类等的品种,更是势在必行。无论是作物还是家畜等品种的改良,都需要抗性强的野生种或野生亲缘种与它们杂交,以提高它们抗病及抗逆境的能力。药物也是与人类生存有关的物品。大部分是依靠植物、动物和微生物入药,而且一直延用至医药事业发达的今天。时至今日,科学家还不断在生物中筛选药物的有效成份。世界卫生组织统计表明,发展中国家,有 80% 的人口依靠传统的药物进行治疗,发达国家有 40% 的药物来源于自然资源,或依靠从大自然发现的化合物,进行化学合成。在全世界 25 万种显花植物中,科学家仅对具有潜在药理学属性的 5000 种进行过分析,还有庞大数量的物种其潜在医疗价值仍属未知。中国有记载的药用植物约有 5000 种,常用的约有 1000 种。相当多的动物已经作为主要的药物,如水蛭素是珍贵的抗凝剂,蜂毒治疗关节炎,某些毒蛇能控制高血压。动物对医药业发展的另一重要贡献是作为医药研究的实验动物,如猴类对

小儿麻痹疫苗研制, 狢狢对抗麻疯病疫苗的研制, 都起过重要作用。已知和待开发的各种实验动物, 对人类医疗事业将起到不可估量的作用。

微生物与人类生活和健康关系极为密切, 目前开发利用的微生物仅是很少一部分, 尚有更多微生物种有待研究和开发。我国是栽培大型真菌的大国, 早就应用茯苓、猴头、灵芝、冬虫夏草等入药。抗生素就是由微生物产生的疫苗, 在医药上起到不可估量的作用。此外微生物还可以用来大规模生产酶制剂、有机溶剂、酒及酒精、氨基酸、维生素、菌肥等等。

此外生物多样性还为人类提供多种多样的工业原料, 如木材、纤维、橡胶、造纸原料、天然淀粉、油脂等等。甚至煤、原油、天然气也都是由森林储藏了几百万年前的太阳能所供给。现代工业生产还需要开发更多可更新的生物资源, 以提供各种工业生产中必需的原材料和新型的能源(汪松等, 1990)。

2.2 生物多样性的间接价值

生物资源的间接价值是与生态系统功能有关, 它并不表现在国家的核算体制上, 但它们的价值可能大大超过直接价值。而且直接价值常常源于间接价值, 因为收获的动、植物物种, 必须有它们的生存环境, 它们是生态系统的组成成分。没有消费和生产使用价值的物种, 可能在生态系统中起着重要作用, 并供养那些有使用和消费价值的物种。生物多样性的间接价值也可看作环境资源的价值, 其意义可归纳为以下几个方面。

2.2.1 能量固定

植物通过光合作用固定太阳能, 使光能通过绿色植物进入食物链, 为所有物种包括人类提供生命维持系统。

2.2.2 调节气候

生态系统对大气候及局部气候均有调节作用, 包括对温度、降水和气流的影响。

2.2.3 稳定水文

在集水区内发育良好的植被具有调节径流的作用。植物根系深入土壤, 使土壤对雨水更具有渗透性。有植被地段比裸地的径流较为缓慢和均匀。一般在森林覆盖地区雨季可减弱洪水, 干季在河流中仍有流水。例如马来西亚森林集水区内, 每单位面积径流, 在高峰期大约相当于橡胶园、油棕园内径流量的 50%, 在径流的低峰期约为种植园的 1 倍。

2.2.4 保护土壤

凡有发育良好植被的地段, 由于植被和枯枝落叶层的覆盖, 可以减少雨水对土壤的直接冲击, 保护土壤减少侵蚀, 保持土地生产力, 并能防止塌方; 保护海岸和河岸, 并能防止湖泊、河流和水库的淤积。

2.2.5 贮存必需的营养元素, 促进元素循环

生物从土壤、大气、降水中获得必需的营养元素, 构成生物体。生态系统的所有生物体内都贮存着各种营养元素, 并通过元素循环, 促使生物与非生物环境之间的元素交换, 维持生态过程。

2.2.6 维持进化过程

生态系统的功能包括传粉、基因流、异花授精的繁殖功能以及生物之间、生物与环境之间的相互作用, 对于维持进化过程和环境效益有重要意义。

2.2.7 对污染物质吸收和分解作用

某些生物对污染物质有抗性, 它们能吸收和分解污染物, 另一些生物对有机废物、农药

以及空气和水的污染物有降解作用。有些生物对污染物敏感,因而对环境污染具有指示意义。

此外,生物多样性在自然环境的娱乐—美学,社会文化、科学、教育、精神及历史方面均具重要价值。

3 生物多样性的丰富程度

世界的物种估计有 500 万~3000 万种。已经定名物种为 140 万~170 万种,大部分的物种尚属未知。近年来由于对热带森林冠层和深层的海底的研究,认为地球上存在的物种有 1000 万~8000 万种,这样大大增加了物种的估计数。甚至在土壤中还保存很多未知的生物。由丰富的物种所组成的生态系统更是多种多样。

3.1 物种丰富程度

中国是世界上物种最丰富的国家之一。在亚洲,根据维管束植物、哺乳动物、鸟类、两栖类、爬行类、鱼类及凤尾蝶类物种统计,中国的物种最为丰富。中国的物种数量约占世界物种总数的 10%左右(表 1)。

表 1 世界和中国物种估计数和已知种数统计表

类群名称	中国已知种数	世界已知种数	百分比	世界估计种数
哺乳动物	499	4181	11.9	5000
鸟 类	1186	9040	13.1	11000
爬行类	376	63000	5.9	—
两栖类	274	4010	7.4	—
鱼 类	2804	21400	13.1	28000
昆 虫	40000	751000	5.3	1500000
高等植物	30000	285750	10.5	300000
真 菌	8000	69000	11.6	1500000
细 菌	500	3000	16.7	30000
病 毒	400	5000	8.0	130000
蕨 类	5000	40000	12.5	60000

(引自陈灵芝等,1993)

表 2 中国动、植物部分类群特有种(或属)

类群名称	已知种(或属)	特有种(或属)	百分比
哺乳动物	499 种	73 种	14.6
鸟 类	1186 种	99 种	8.3
爬行动物	376 种	26 种	6.9
两栖动物	279 种	30 种	10.8
鱼 类	2804 种	440 种	15.7
苔藓植物	494 属	8 属	1.6
蕨类植物	224 属	5 属	2.2
裸子植物	32 属	8 属	28.1
被子植物	3116 属	235 属	7.5

(引自陈灵芝等,1993)

中国的特有属和特有种亦十分丰富(表 2)。当物种分布范围有一定限制时,称为特有现

象。如银杉只生长在中国中南部,白暨豚只生在洞庭湖及长江中下游,它们都是中国的特有种。又如柳杉属只分布在中国和日本,可称东亚特有种。特有现象是与世界广泛分布相对而言的。根据世界野生生物基金会(WWF)资料,中国的特有种以维管束植物、哺乳动物和鸟类计算,仅次于印度尼西亚,居亚洲第二位。高等植物特有种约在1万种以上。

3.2 中国遗传资源丰富程度

中国生物的遗传多样性亦十分丰富。中国极为丰富的野生动、植物和微生物就是遗传多样性的宝库。事实上遗传多样性也为中国物种多样性奠定了基础。

栽培植物遗传多样性很丰富,它涉及粮食作物、经济作物、果树、蔬菜、牧草、花卉、药材、林木等多种植物。

中国是农业大国,是世界作物重要的起源中心之一,中国栽培农作物有600多种,其中237种起源于中国。每种作物不仅有各种品种,还有野生种和野生亲缘种。中国常用的蔬菜有80余种,果树有30余种,它们的品种有上万个,还有很多野生亲缘种。树种资源亦极为丰富。驯养动物方面,养殖物种和品种很多,1989年统计,家畜和家禽品种及类型达590多个。这些优良品种都是极其宝贵的遗传资源。在中国西南部,由于特殊的地理位置和气候条件,加上交通闭塞,还保留不少独特的畜禽地方品种,这些亦为待开发的遗传资源。此外水产养殖的种类繁多,自然水域中的水生物种资源亦很丰富,这些都是宝贵的遗传资源。

3.3 生态系统丰富程度

北半球出现的生态系统类型在中国均有出现。有森林、草原和荒漠,湿地(内陆)、海岸和海洋以及农田生态系统。森林生态系统由北向南有寒温针叶林,温带针阔叶混交林,暖温带落叶阔叶林和针叶林,亚热带常绿阔叶林和针叶林,以及热带季雨林、雨林等。草原生态系统可分为温带草原、高寒草原和山地草原三大类。荒漠生态系统可分为4类,即小乔木荒漠、灌木荒漠、半灌木和小半灌木荒漠和高寒荒漠。湿地生态系统主要包括湖泊、河流和沼泽。海岸与海洋生态系统可分为海岸滩涂生态系统、河口生态系统、海岸湿地生态系统、红树林生态系统、珊瑚礁生态系统、海岛生态系统和大洋生态系统。农田生态系统更是丰富多样。

总之中国生物多样性的特点尤其表现在物种多样性高度丰富上。中国有高等植物约30000种,仅次于植物区系最丰富的马来西亚(约45000种)和巴西(约40000种),居世界第三位。另外中国存在着大量的古老特有种和孑遗种,在世界上占有重要地位。因此,生物区系起源古老也是中国生物多样性的特色。在数十亿年以前,陆地联成巨大板块,随着历史变迁,板块分离、漂移,今日的印度次大陆(印度板块)是从现在非洲大陆分离出来,与亚洲板块碰击后联成一块。中亚的地壳受印度板块冲击、挤压,造成喜马拉雅山的隆起。中国与北美大陆亦曾经相连,因而中国与北美的生物区系有相似之处。中国生物区系古老、丰富的重要原因之一是由于第四纪冰川时期的影响。当时,北美的南面是墨西哥湾和墨西哥沙漠,生物向南退却的后路被切断,而遭灭绝。欧洲南部横着一条阿尔卑斯山,使北欧、中欧及阿尔卑斯山几乎全部被冰雪所覆盖,仅少数生物在避难所保存下来。而东亚大陆不存在上述障碍,且冰川活动较弱。中国绝大部分地区未受冰川覆盖。北部受到冰川影响,气温下降,当时南部山地气候仍较湿润、温暖,很多生物在这样的生境下存活下来。中国古地理的优势条件成为很多古老物种赖以生存的避难所或是新生类群的发源地。

4 生物多样性丧失及其原因

当今世界由于人口、粮食、资源、环境、能源五大危机,致使生物多样性受到严重的威胁。

4.1 生物多样性受威胁现状

据估计,目前世界平均每天有一个物种消失,到2000年地球物种的15%~20%将会消失,物种灭绝速率是自然灭绝速度的1000倍。据哈佛大学的生物学家E.O. Wilson估计,最少每年有5万种无脊椎动物,每天几乎有140种由于热带雨林破坏而灭绝。由于毁林,每年至少有1种鸟和哺乳动物或植物被灭绝(Ryan,1992)。世界生物多样性丧失现象正在加剧。种内变种和整个自然生态系统的消失速度比物种灭绝速度更快(Brown,1992)。全球热带森林在80年代初每年毁林1140万公顷。据卫星图象及实地调查,80年代末每年毁林上升到1700—2000万公顷(世界银行,1992)。热带雨林比原有面积减少了一半。世界上温带森林1/3已被砍伐,温带雨林已成为濒危生态系统。湿地也是生物多样性丰富的类型,也是世界上生产力较高的生态系统,它能帮助调节水流,移走沉积物和污染物,是水禽、鱼类及其他物种主要栖息地。有很多湿地排干变为农田或围湖造田,扩大为城市,变为养殖水产的池塘,而有森林的湿地则用于采伐。澳大利亚、新西兰、美国加利福尼亚的湿地已消失一半。红树林和其他海岸湿地是相互依存的复杂的海岸生境的组成部分,它可防止海水侵蚀,移走污染物。红树林被砍伐后常成为虾塘,或将红树作为纸浆原料或烧炭。在亚洲、拉丁美洲、西非的红树林损失严重。印度、巴基斯坦和泰国至少有3/4红树林受到破坏。珊瑚礁虽然能忍受海浪冲击,但它对养分、水温、光照的改变特别敏感,当污泥、肥料、污水污染了清洁的热带水体,这些生长缓慢的动物群落就被毁灭,以生长快速的藻类代之。此外,珊瑚礁被大量采挖,甚至用它烧石灰,也严重地威胁着珊瑚礁生态系统的生存。

中国植物物种处于濒危状态者达全国植物种的15%~20%,即4000~5000种,估计在最近数十年中有5%的植物种被灭绝。在2000年前中国的森林覆盖率达50%,如今约为13.8%,还包括很多人工林。20世纪初大兴安岭为樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)林集中分布地方,它们屡遭砍伐,加以火灾频繁,樟子松不如落叶松耐火,致使樟子松林面积日益缩小,有些地方已无踪迹(侯学煜,1988)。红松阔叶混交林中大多为优质树木,采伐严重,这类森林仅在少数保护区内残存。落叶阔叶林分布地区是人类开发早的经济发达区,老龄的落叶阔叶林已消失,现存主要为中龄的次生落叶阔叶林。常绿阔叶林是生物物种最丰富的一种森林类型,同样遭到严重破坏。保存较好的常绿阔叶林呈片断化分散在不同的山地上。热带雨林在中国分布面积有限,但大部分热带森林被橡胶园、热带作物园所替代。热带、亚热带由于森林消失,而使水土流失面积达150多万平方公里,草原由于过度放牧,退化草场占可利用草场面积的1/4,15%草原减产,个别地区出现碱化现象。由于各种原因引起土地沙化面积达1.26亿公顷。中国的沼泽面积仅次于加拿大居世界第二位。三江平原沼泽大面积被开垦为农田并建立诸多农场群。热带、亚热带沼泽的主要类型——红树林受破坏面积达50%。

4.2 生物多样性丧失的原因

生物多样性丧失的原因是多方面的。人口的增长,对生物资源无止境的索取,使生物资源破坏严重。世界人口数量由19世纪初的10亿,至20年代发展到20亿,目前人口已超过50亿。人类为了维持生存,消耗由进行光合作用的植物、藻类和细菌所形成的陆地生产力的

39%。全球人口还将不断增加,有人预计到2020年,全球人口将超过80亿(1992)。引起生物多样性丧失的原因有主要以下几个方面:

4.2.1 栖息地丧失和片断化

全球各类生态系统遭到严重破坏使很多生物失去栖息地。拥有全球50%物种的栖息地的热带雨林,比原有面积减少一半,大部分国家的森林均成片断化,被退化土地所围绕,损害了森林维持野生生物种群生存和重要生态过程的能力。中国的天然林被砍伐和形成片断化情况更为突出。

4.2.2 掠夺式的过度利用

过度采伐,滥捕乱猎,是造成物种受威胁的原因。我国羚羊、野生鹿及珍贵毛皮动物、各种鱼类的物种种群数量大大减少。中国海域的经济鱼类资源在60年代已出现衰退现象。很多野生药用植物、珍贵的食用菌,由于长期人工采摘、挖掘,使分布面积和种群数量大大减少。

4.2.3 环境污染

城乡工农业污水排放水域,大气污染物的危害,重金属以及难以降解的化学药品富集于土壤,引起水域、大气和土壤污染。污染物沿着生态系统的食物链转移,使一些敏感物种种群数量减少或消失。我国受工业废弃物明显污染的农田达0.1亿公顷,约占农田总面积的10%,受农用化学物污染的面积也达0.1亿公顷。中国的不少湖泊及某些河流被工业废水污染,使某些水生生物消亡。

4.2.4 农业和林业的品种单一化

在农业上为了达到更高的收获量,往往就种植单一的高产品种。这些作物在世界经济中占有重要地位。随着作物种类数量降低,与之相应的固氮细菌、菌根、捕食生物、传粉和种子传播的生物以及一些在传统农业系统中通过几世纪共同进化的物种消失了,如印度尼西亚在过去15年内已有1500个水稻地方品种消失了,有3/4的水稻来自单一母本后代。又如在美国71%的玉米田中只种植6个玉米品种,50%小麦田中种植9个小麦品种,农业上品种高度一致性对病虫害的爆发和其他灾害的发生缺乏抵御能力。林业上为了高产往往毁去物种丰富的林地,种植单一树种。在热带,热带森林常常转变为咖啡、油棕、橡胶等种植园,使各类生物^①失去原有栖息地。

4.2.5 外来种的引入

由于外来种的引入,会引起物种的灭绝,某些地区由于人类的定居,任意地引入外来物种,特别是动物,这样往往导致整个的或部分的陆生植物和动物的灭绝。由于人类活动,有几万种无脊椎动物传播到世界各地。特别对岛屿国家这一问题尤为严重。自从1600年以来,全世界的两栖类和爬行类,由于外来种的引入共有22个种灭绝。在新西兰,自1000年以来,青蛙和蜥蜴有9个种由于引入外来种而使之灭绝或近于灭绝。1840年以来,在新西兰,由于外来种引入使23个种和亚种的当地鸟类濒临灭绝。外来种还使土著植物物种灭绝,如在菲律宾岛,由于引入猪、山羊和兔子,在1790~1840年间,有13种土著植物灭绝,包括2个特有种。不仅如此,外来种的引入还会导致生境的丧失,引起生态系统发生变化(Atkinson, 1989),因此外来种的引入要考虑其可能发生的后果,必须持慎重态度。

① 国家科委社会发展科技司编. 1992. 联合国环境与发展会议文件汇编

此外,全球气候变化,水坝和水库的建设、围湖造田和新矿区的开发以及各种自然灾害均威胁着陆生和水体的生物多样性。因此,寻找合适的途径协调生物多样性保护与经济发展需求之间的矛盾,已是当务之急。

4.3 物种受威胁等级的划分

目前世界大量物种受到不同程度的威胁,为了保护生物多样性,首先要确定物种受威胁程度。

灭绝种(Ex):一个物种在野外已有 50 年肯定没有被发现。

濒危种(E):这个类群(种或亚种)面临着灭绝的危险。如果致危因素继续存在,它们就不可能生存,包括种群数量减少到临界水平或是栖息地面积急剧地缩小,被认为随时可能灭绝的种类。

易危种(V):如果致危因素继续存在,很快就成为濒危种的类群,包括那些过度开发和栖息地急剧破坏或其他环境干扰等因素,使大部分或全部类群的数量继续下降的种类。同时还包括那些种群尽管较丰富但在它们的分布范围内都处于严重威胁的种类。

稀有种(R):指在全世界范围内数量很少的类群,但现在尚不属于濒危种。这些类群常常分布在有限的地理区或栖息地,或是稀疏地分布在较广阔的范围内。

未定种(I):无充分资料说明它究竟应属于上述“濒危种”、“易危种”和“稀有种”中的任何一类的物种(据 IUCN,1985)。关于濒危物种的等级划分,尚有待进一步研究。目前所划分的类型,主要是定性的,有一定主观性,因此受威胁等级的划分还需加强研究。

5 有关生物多样性保护的某些理论基础

5.1 生物地理学及生物地理区

生物地理学是研究有机体过去和现在的分布的科学,它试图阐明有机体及其较大的分类群分布的多种多样的格局。通常每一物种仅居住在地表某一部分,出现在相似生境中,并且在地理分布范围内有多度的变化。不仅如此,它们的分布范围也有动态变化,往往开始分布范围较小,逐渐扩大,其后又逐渐减少,以至灭绝。生物地理学是生态学、种群生物学、系统学、进化生物学和地理科学与自然历史等多学科形成的综合性学科(Brown 等,1983)。Candolle (1820) 把生物地理学划分为两个分支,即历史生物地理学和生态生物地理学。这两个分支的区别是具有不同时间尺度(从短期至长期进化)和空间尺度(从局部到全球)以及分类上的尺度(从物种的种群到高级分类单位)。历史生物地理学主要研究地球的自然地理的历史变迁,物种形成和灭绝,物种的散布,特有现象,分省现象(Provincialism),间断性(Disjunctions),通过花粉孢子的分析重现生物地理历史。生态生物地理学主要研究自然环境的地理变异,物种分布的限制因子,群落生态学等(Myers 等,1988)。

生物在地球表面所形成的生物地理格局(Biogeographic patterns)来源于生物和非生物过程。大范围的非生物过程包括板块构造运动,海平面的变化,气候和海洋环境的改变,这些非生物过程是相互作用相互影响的。例如气候受到陆地运动和海洋环流的影响,通过周期性的冰期和间冰期作用,气候将影响海平面,板块运动将影响洋流等等。在较局部范围的非生物过程,如火灾、风暴、火山爆发会影响很多生境类型的分布格局。生物过程有进化过程和生态过程。进化过程包括适应、物种形成和灭绝。生态过程包括各种生物群(Biota)之间的相互作用,如捕食作用、竞争和散布。散布可以看作是真正的生物地理过程。

生物地理学家根据生物区系特点把地球表面划分为若干个生物地理区。生物地理区(Biogeographical Regions, Bioregions)是指具有独特的动、植物组合的区域,每个区域至少有一个主要的大陆地块,它们彼此之间被海洋、山系和沙漠所隔开。生物地理方面的工作,以动物地理研究开展较早。由 Alfred Wallace 开始,把动物地理分布划分为 6 个界(Realms)或区(Region)。每个区既有其特有的动物类群也有一些其他地理区中所存在的动物科属。Wallace 所划分的 6 个动物地理区或称区系区,为古北(Palacrtic)区,新北(Nearctic)区,新热带(Neotropical)区,非洲(Ethiopian)区,东洋(Oriental)区和澳大利亚(Australian)区。古北区的范围是整个欧洲、喜马拉雅以北的整个亚洲、阿拉伯北部和北非狭带状海岸。新北区的范围是从北美大陆向南至北回归线。古北区与新北区有相似的动物区系,有人主张合并可称为泛北区。新热带区位于新北区以南,包括南美的全部,墨西哥的一部分和西印度。它与新北区的连接是通过中美海峡。新热带区在 1500 万年前还是隔离的,动物区系非常特殊,且多变异。事实上,南美的一半哺乳动物是北美侵入者的后代,新热带区的脊椎动物的特有种很丰富。非洲区的范围包括非洲大陆,阿脱拉斯(Atlas)山、撒哈拉沙漠和阿拉伯的最南角。在非洲大陆的中非有热带森林,东非有稀树草原、草地和荒漠。在中新世和上新世,非洲和阿拉伯都有湿润的气候,并有陆地的桥相连,动物在它们之间可以自由来往,由于这种连接使非洲区与东洋区的动物区系有相似之处。东洋区,在地理上包括印度、印度尼西亚、南中国、马来西亚,以及马来西亚群岛的西部岛屿,这个区为喜马拉雅山,印度洋和太平洋所包围。在它的东南角,马来西亚群岛的岛屿伸展向澳大利亚,东洋区原来为茂密森林所覆盖。澳大利亚区,包括澳大利亚、塔斯马尼亚(Tasmania)、新几内亚和马来西亚群岛的少量小岛均属此区。澳大利亚区没有陆地与其他区相接,因此它的淡水鱼、两栖类、爬行类贫乏,没有具胎座的哺乳动物,而以袋鼠占优势。以上动物的生物地理区的划分,长期以来虽有些改变,但变化不大(Smith, 1990)。

植物地理学家从植物区系特征出发,把地表划分 6 个植物区系区或界。有泛北极(Hol-arctic)区,古热带(Palaeotropical)区,新热带(Neotropical)区,澳大利亚(Australian)区,好望角(Cape)区,和南极(Antarctic)区。泛北极区是指北半球全部非热带的陆地地块。古热带区包括非洲、马达加斯加、印度—马来西亚,新几内亚和玻利尼西亚和夏威夷。新热带区主要为中美和南美洲。澳大利亚区包括南半球的陆地。好望角区,这个区最小,限于南非的西南角的好望角。南极区包括南美的最南端,亚南极岛屿和南部岛屿及新西兰。这些地区曾经与南极大陆相连。现在南极大陆几乎全部为冰雪所覆盖(Walter 等, 1985)。McNeely(1990)把生物地理区分为 8 个区,有古北区、新北区、新热带区、热带非洲区、印度马来西亚区、大洋洲区、南极区和澳大利亚区。可见目前对生物地理区的划分有不同观点,但仍大同小异。生物地理区对自然保护区合理布局有重要指导意义。中国境内植物区系分区分为泛北植物区和古热带植物区。动物区系分区则有古北区和东洋区。对比全球植物区系区、动物区系区和生物地理区有相似之处(表 3、表 4)。

5.2 影响物种多样性因子分析

物种多样性在地表的丰富程度因地而异,这是由于地球表面的物理因子的变化影响的结果。物种多样性由于这些物理因子的作用,限制了有机体的分布。物种的数量通常随着物理变量的变化有所增减,这对所有的有机体包括动物、植物、微生物都有相似的结果,也就是有地理上的梯度变化。

表 3 生物地理区的划分

植物区系区	动物区系区	生物地理区
全北区	古北区	古北区
	新北區	新北區
新热带区	新热带区	新热带区
古热带区	非洲区	非洲热带区
		印度马来亚区
		大洋洲区
好望角区	东洋区	
南极区		南极洲区
澳大利亚区	澳大利亚区	澳大利亚区

表 4 动、植物区系分区的地理范围

动物区系区	植物区系区	生物地理区
古北区: 整个欧洲、喜马拉雅以北的整个亚洲、阿拉伯北部, 北非狭带状海岸。	泛北极区: 北半球非热带陆地。	古北区
新北區: 北美大陆以南至北回归线。		新北區
新热带区: 南美全部、墨西哥一部分和西印度。	新热带区: 中美和南美	新热带区
非洲区: 非洲大陆、阿脱拉斯山、撒哈拉沙漠, 阿拉伯最南角。	古热带区: 非洲、印度、马达加斯加、马来西亚。	热带非洲区
		好望角区: 南非
东洋区: 印度、印度尼西亚、中国南部、马来西亚、马来西亚群岛的西部岛屿。		西南角
		印度、马来西亚
		区
		大洋区
澳大利亚区: 澳大利亚, 塔斯马尼亚、新几内亚、马来西亚群岛的少量小岛。	南极区: 南美最南端、亚南极岛屿、南部岛屿、新西兰。	南极区
	澳大利亚区: 南平球陆地。	澳大利亚区

5.2.1 纬度梯度

从极地至赤道生物多样性明显增加,这在生物地理学中是最明显的格局。这些生物的变化是受到物理梯度的影响,主要是太阳辐射、温度、季节性和其他因子的变化。虽然物种丰富度随着纬度降低而增加,但不同分类群在不同纬度地区的丰富程度是有区别的,有的类群在高纬度地区物种丰富,有的类群则在中纬度地区丰富,不同纬度地区有不同类群的物种为代表。

5.2.2 垂直高度梯度

随着海拔的变化,物理条件也随着发生变化。很多物种的丰富度随着垂直高度的变化而降低。亦有认为垂直高度梯度与物种丰富度的纬度梯度有相似之处,随着海拔高度变化,气候亦相应发生变化。但有很多相似的分类群例如松类、野鼠类、蝶螈在温带和北极的纬度地带最为丰富,它们在热带山地上的中山到高山也达到最大的多样性。

5.2.3 干燥度梯度

一般认为荒漠在相似纬度和海拔高度条件下,仅拥有少量的种类。通常近海地区至内陆腹地,由于湿度的变化,物种多样性递减。但是对于物种丰富度沿着干燥度梯度变化的定量变异注意较少。湿度变化常常与其他因子相联系,因此它比较复杂,如海拔高度及离海岸的

距离均会影响到干燥度,干燥度对不同物种分布具有显著影响。

5.2.4 盐度梯度

在某些沿海地区,海洋生物多样性随当地的盐度的增减而变化。当可溶性溶质浓度偏离正常海水约 0.35%,则物种多样性降低。淡水物种当水体盐度超过 0.2%时,则其多样性下降。在海湾和海与淡水交界处,虽然像这类水域生产力高,它们可以维持某些种的密集种群,但一般认为物种多样性较低。

5.2.5 深度梯度

在水生环境中,无论是海洋还是淡水,物种多样性随着深度而降低,因为随着深度增加,一般都表现为温度下降、光照弱、季节变化小、压力增加。但不同类群的海洋生物,在不同深度的水体上,丰富度不一。

5.2.6 岛屿—内陆的梯度

人们看到孤岛比附近的陆地相似面积类似生境的地段,其物种数量要少。很多学者还发现这种现象不仅在岛屿上,在大陆上也是如此。几乎所有面积小并彼此隔离的斑块,其物种数目比较大斑块中要少。彼此隔离的小斑块由于环境的障碍,影响了物种的散布。此外物种丰富度的梯度变化还受土壤深度、洞穴中光的强度、土壤和水中营养物质或有毒物质的浓度以及如火灾、风暴等物理因子作用的频度和强度的影响(Brown,1988)。

5.3 生命系统的高级分类单位

生命系统的特点是具有等级性,每一个等级是由下一等级单位所构成。主要等级如下:原子—→生物分子—→细胞质/细胞器—→细胞—→组织—→器官—→个体—→物种/种群—→群落—→生态系统—→生物群系—→景观—→生物圈(Mc Naughton 1989)。生物圈是地球系统四大组成部分—大气圈、地圈、生物圈和水圈之一。它是地球表面有机体及其生命活动产物集中的一个薄层,保护生物学的等级系统中重点研究由个体—→生态系统的等级。而由一组生态系统所构成的异质性的区域,即景观亦受到注意。有关个体、物种、种群、群落和生态系统概念已广为熟悉,本节仅就生物群系和生态区的概念作一简单介绍。下一节将介绍景观及景观生态学的概念。

5.3.1 生物群系(Biome)

这是陆地上受气候控制的一组生态系统,它是以特有植被为特征,在它们之间存在着水分和养分交换,在生物组成中还包括人(Reven,1986)。生物群系可以理解为顶极群落及其发展或演替阶段的综合。在一种顶极群落中它们的生活型是一致的,它们与相应的环境达到相对平衡。但它的各发展阶段中可能由其他生活型的植物占有优势,在发展阶段或演替系列阶段占有优势的种,比顶极群落的优势种分布更广,因此它们在确定生物群系的界线中价值较小(Smith,1990)。一般以顶极群落的优势种来确定其界线。一种生物群系在大陆表面上占据面积较大,因此有人建议把它译为生物群区,但是一种生物群系(Biome)通常可以在几个大陆中出现。生物群系的分布受三个物理因子决定:①地球大气环流格局,特别是气流方向,主要是带有湿气的占优势的风向;②来自太阳辐射的热量分布和地表不同部分的季节变化;③地质因子如山地分布、高度、走向,所有这些因子的相互作用产生了地球表面植被的不同类型,构成各种不同的生物群系。根据 Kachler 制订全球生物群系的图例,可以作为全球生物群系划分的参考。(1)热带雨林;(2)稀树草原;(3)亚热带混交林;(4)季雨林(热带落叶林);(5)热带混交林;(6)南部疏林和灌丛;(7)荒漠和半荒漠;(8)桉柏稀树草原;(9)草

地；(10)温带落叶林；(11)西海岸混交林；(12)温带混交林；(13)高山冻原和山地森林；(14)地中海灌丛；(15)泰加林；(16)北极冻原；(17)冰雪荒漠。对于生物群系还可划分为地带性生物群系(Zonobiome)；山地生物群系(Orobiome)；土壤生物群系(Pedobiome)和典型生物群系(Eubiome)等(Walter, 1984; Walter 等, 1985)。

5.3.2 生态区

近年来人们企图对生物界的分类应用生态区的途径。Bailey 大大地发展了这一方法。生态区分类的基础是以气候型、植被的群丛和土壤的综合为特征，归入到一个地理等级分类系统，生态区反映生态特性和空间格局。一个生态区是一个连续的地理区，通过气候、土壤、地形的相互作用构成充分相似的环境条件，发展着相似的植被类型。在一个生态区中某些生物群落可能与其他生态区的生物群落有相似之处。生态区的分类与森林、牧场和野生生物资源管理有密切关系，每个区有它独特的植物区系、动物区系、气候和土壤以及地形。因而需要根据其特点进行经营管理，生态区的途径为一个地区研究资源管理问题提供一种有效手段。它也是生态系统的一种等级分类。生态区的等级中的最高等级为 Domain，这是大气候相似的次大陆。Domain 可划分为 Divisions，Division 是植被和地区气候不同的独立地区。Division 可划分为省(Province)，省是指有一致的地区气候和相似的地带性土壤类型的植被区域。省进一步可分为 Section，是局部地方的较小的等级，是在省以下范围内具体的类型如不同森林类型、草地类型等。

5.4 景观生态学基本概念

景观多样性是生物多样性的第四个层次，景观多样性研究常以景观生态学为理论依据。本文就景观生态学与生物多样性有关的某些概念作一简单介绍。景观生态学是一门由地理学和生态学交叉发展起来的新兴学科。景观的定义是“由一组以相似方式重复出现的、由相互作用的生态系统所组成的异质性的陆地区域”(Forman 等, 1986)。景观范围大小可以不等，小的仅有方圆几公里的范围。景观生态学重点是研究景观三大特征，即结构、功能和动态：①结构是指组成景观的要素(如地形、水文、气候、土壤、植被、动物栖息者和组分(如森林、草地、果园、农田、水体、建筑物、村落等)的种类、大小、轮廓、数目和它们的空间配置(陈昌笃, 1991)。Forman 和 Gordon(1986)认为结构是指不同生态系统或要素之间的空间关系，更确切地说，是与生态系统类型、大小、形状、数量及构形相关的能量、物质和物种的分布有关；②功能是指生态系统之间的能量和物质的流动；③动态是指生态斑块与功能随时间的变化。由此可见景观生态学是研究较大区域内由许多不同生态系统组成的景观，它们的空间结构、相互作用及动态变化的一门新分支，景观比生态系统在自然等级系统中更高一级。景观生态学以整个景观为研究对象，强调空间异质性的维持和发展，生态系统之间的相互关系，大区域的生物种群的保护与管理，环境资源的经营管理，以及人类对景观及其组分的影响。

尽管地球上景观极不相同，但它们都存在着一个共同的基本结构，景观由斑块、廊道和背景基质所组成。斑块在景观生态学中是指动、植物群落，然而某些斑块也可能是非生命的或只含小的有机体，如裸露的岩石、裸露土壤和建筑物等。这些都是景观中的斑块。廊道是指不同于两侧基质的狭长地带。廊道可以是隔离的条状地带，如树篱、河岸林、防护林、河流、道路、伐木道等。采伐森林后留下的林带，林地的廊道，都是因人类干扰形成的；又如绿篱、树篱、防护林带是人类种植形成的。基质是景观中面积最大、连续性最好的景观要素类型。当景观的某一要素比其他要素面积大得多时，在逻辑上说这种要素类型可能是基质。面积在景

观中的作用大小是一个重要指标,相对面积是定义基质的第一条标准。根据相对面积,如果某种景观要素占景观面积 50% 以上,就可能是基质。总之,确定基质有三条标准,其相对面积要比景观中任何斑块大;它在景观上连接度最高;在景观动态中最起作用。占总面积比例最大的景观要素类型可看作为基质,如果所有景观要素类型均不占优势,则根据连接度和相对面积来决定基质。现今景观生态学的研究重点是较大的空间和时间尺度上生态系统的空间格局和生态过程,与景观多样性密切相关的则是景观异质性。异质性主要来源于自然干扰、人类干扰和植被内源演替以及这三个来源在特定景观中的发展历史。异质性有空间异质性和时间异质性。时间异质性是指随着时间而变化的异质性。在景观层次上的空间异质性是指三个方面,首先是指生态系统类型、数量、面积比例;其次指生态系统空间分布,斑块形状及其大小,景观和对比度及连续度;第三指生态系统空间关联程度。

5.4.1 景观格局

景观格局是景观异质性的具体表现,也就是大小不一的景观斑块在空间上的排列,同时也包括干扰在内的各种生态过程在不同尺度上作用的结果。因此,景观格局是物理的、生物的和社会力量之间的复杂作用的结果。

景观中空间格局及其变化对生物种的分布、运动和持久存在(Persistence) 有着重要作用。多数研究表明,物种多样性与景观斑块大小有关。在一定类型景观内,物种迁入率较高,而且多数物种的个体或繁殖体在完成其生活周期所需的时间内,可到达大多数斑块。某些动物在不同季节栖息在不同斑块内。可见物种多样性与斑块内生境的多样性、面积、形成斑块的年龄成正相关。与斑块隔离程度和边界的不连续性成负相关。干扰对物种多样性一般是负相关,但也有呈正相关的。因此,一个景观斑块中物种多样性主要取决于生境多样性和干扰状况。斑块形状在生态学上亦有重要意义,特别是考虑到边缘效应。

廊道在保存生物多样性中亦有重要作用。以树篱为例,树篱是温带湿润景观最突出特征之一,它通常是一条邻接牧场或耕地的线状廊道。树篱可以是种植的、再生的或残存的,种植树篱通常树种较单一。中国农田防护林,公路两边种植的护路林均可看作廊道。种植树篱有单行的,亦有多行的。再生树篱由于动物和风都能散布种子,所以一些乔木和灌木能沿篱笆、石墙或小沟生长。树篱可以招引鸟类撒下树木种子,使树篱的生物群落得到发展。再生的树篱空间多样性和物种多样性可能较高。林区的残存树篱是采伐森林造成的。通常有一排乔木和灌木沿地产界线遗留下来,这样的树篱一般都具有不同物种的成熟个体,空间异质性较大,物种多样性高。树篱廊道由于起源、人类管理等种种原因,它是多种多样的。据了解,英国、法国等国家树篱中生长的维管束植物几乎在其他邻近的生境中均能发现。但在无林景观中树篱特别重要,有些物种只出现在树篱中。树篱对动物群落尤其重要,在农业景观中动物区系大部分可在树篱中看到。据估计英国大约有 4/5 的森林野生动物在树篱中繁殖。大约有 2/5 的陆生鸟类和哺乳动物利用绿篱进行繁殖。树篱也为某些动物逃避捕食者提供隐蔽场所。不仅如此,在树篱内的鸟类、哺乳动物、两栖动物和昆虫群落在结构上也有明显的季节变化。许多绿篱中的物种多样性比开阔地多得多,显然是由于树篱内小生境的异质性所致。很多动物为了完成生活史需要每天或季节性的运动,它们主要依赖于廊道移动。因此在保护策略上要考虑到当地物种在区域景观的自然栖息地中能够自由活动,必须保证有多种多样的天然栖息地,这样就需要有廊道。狭窄的廊道往往只含有一类栖息地。虽然河岸林可以作为某些物种散布的廊道,但是它不适合生活在高地干燥生境生物的散布。理想的廊道最好是

从河岸到山脊包括整个地形梯度和各类栖息地。但是在某些景观中宽的廊道是不可能的。最可行方式是建立廊道网络,也就是利用较狭窄的廊道把景观镶嵌体中的较大斑块连结起来,可以包含各种天然栖息地,以保证生物物种的生存与发展(Noss,1991)。

5.4.2 干扰

干扰是景观异质性的主要来源。可分为人为干扰和自然干扰(风、火、病虫害、滑坡等)。干扰可改变景观格局,是时间和空间上环境和资源异质性的主要来源之一。它可以改变资源和环境的质与量以及所占据空间大小、形状和分布。一般认为干扰产生环境异质性,改变景观格局。由于干扰对不同景观斑块的作用不同,可以形成不同景观格局。而景观对干扰也有一定程度抗性,这种抗性与不同景观格局有关。例如不同的植物斑块组成的景观,更有利于抵制某些病虫害的侵染。在自然景观中异质景观可以降低火的蔓延程度。人类干扰对景观可以产生各种格局,但这些问题均须进行深入研究。

干扰对生物多样性的保护特别是景观多样性有着重要意义。强度干扰使景观格局发生根本变化,而某些轻度干扰可以维持景观中生态系统的多样性。例如在东欧的湿润落叶林地区,由于人为作用有森林和草地等。为了维持其景观多样性,对草地每年进行适度放牧,以阻止其向森林方向发展,利用轻度干扰保持着落叶林的不同演替阶段,从而保持生物多样性。

5.5 生态系统水平的多样性

5.5.1 生物多样性与群落的结构

生态系统是由各种生物群落以及各种生物之间及其与生存环境之间相互作用所形成的综合体。生态系统的组成、结构直接影响物种丰富程度。生态系统一般均存在垂直结构,系统各垂直结构层次都由一定的生物所组成。以森林为例,森林的林冠层、灌木层、草本层、枯枝落叶层和土壤层中都有不同的物种组成。在水生生态系统中,不同深度的水体,栖息着不同的水生生物类群。又如在林中的倒木或枯立木常常是很多生物如鸟类、真菌、无脊椎动物的栖息地。具有复杂的垂直结构的生态系统常常栖息着丰富的物种。目前存在的问题是在特定生态系统中是否存在物种多样性的上限或下限,每一生态系统中物种多样性的最适水平是否存在。如果有,哪些是它的控制因子,这些均待研究。另一问题是群落的组成成分是否很有效地分享能量和资源。由于有机体存在于变化的环境中,种群中由于有不同性状个体存在,增加了种群反应能力。解释多样性的存在,应以种间相互作用及种与环境间相互作用的理论为基础。

5.5.2 生物多样性与生态位结构

系统的水平结构常常与生态位的多样性联系起来。每一物种为了维持它的种群生存、繁殖,必须有一定的物理环境,由此得到能量和营养物质,并逃避它的天敌。一个物种对所有资源和物理环境的所有需求能否得到满足,决定了它能否生存以及在它的生存范围中的多度,这些为生物所要求的所有生存条件称之生态位。生态位经常对物种而言,亦可以对种群而言。生态位可以看作多维空间。超体积(Hypervolume)。按照现代生态学理论,群落中每个种都占据单一生态位。在群落中一定的多维空间范围内,存在着重要的资源和环境变量,群落中的各个物种对它的反应是不同的。在这多维超体积内,资源类型和数量以及物种对资源的利用和分配都存在着时间和空间的变化。Diamond(1988)认为有4类因子决定了系统中生态位多样性,即资源数量、资源质量、物种的相互作用和群落的动态。在生态系统中生态位宽度不同,而且有重叠现象。群落内的生态位大小和重叠状况的差异,归因于气候稳定性、空

间异质性、初级生产力、物种之间的竞争、捕食的强度及干扰程度。图 1 表示影响群落物种多样性的因子。

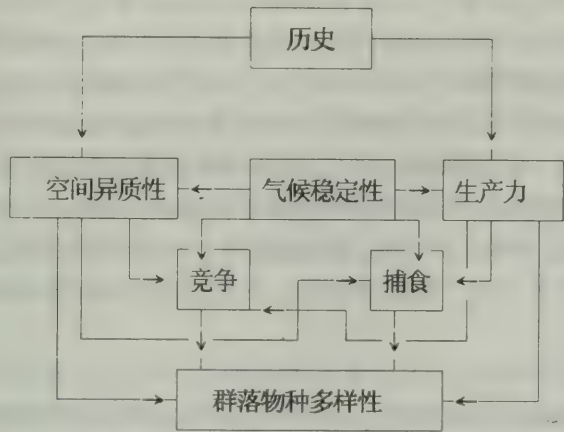


图 1 与群落多样性有关的各种因子相互作用图解(Solbrig,1991)

5. 5.3 营养多样性

生物群落多样性存在的另一个重要方面,是由于它们存在着营养多样性。植物是第一性生产者,在群落中有各种草食动物、肉食动物、分解者生物、互惠共生体和附生生物、腐生生物、寄生生物以及共栖生物等,它们构成了复杂的生态系统食物网。这种营养多样性对生态系统功能是十分重要的,它既体现了生态系统的能流过程,同时也体现了生物之间相互关系。

5.6 保护生物学

随着自然保护事业的发展,这门新兴学科亦得到迅速的发展,这是一门综合性的学科。它主要解决自然保护中三个迫切的问题,即灭绝(extinctions)、生物多样性和生态系统过程的维持。保护生物学研究目的是提供科学的保护原则,确定需要保护的问题,建立正确的保护程序,沟通纯科学研究与经营管理之间的渠道,使生物多样性和生物资源得以保护、有效管理和持续利用。

5.6.1 种群脆弱性分析

灭绝是保护生物学重要研究内容,灭绝的研究是要预测生物多样性灭绝的趋势,阐明灭绝的原因,采取措施防止灭绝现象的发生。物种灭绝是生物多样性保护中的重大问题。种群脆弱性分析(Population vulnerability analysis PVA)可以用来说明物种灭绝的过程。通过这一分析可以估算最小存活种群(Minimum viable populations MVPs)。物种的灭绝是包括过程和状态相互作用的一个系统现象,对一特定物种要评价种群的脆弱性必须考虑到相互作用的三个方面,即种群表型、环境和种群结构与适合度。种群表型(Population phenotype PP),可分为形态学、生理学、种间和种内的行为以及散布、迁移和生境选择的行为。第二方面是环境(E),包括生境的数量和质量。质量是指资源多度、相互作用的物种多度、分布的格局。以上两个方面决定了第三方面,即种群结构与适合度(Population structure and fitness PSF),包括空间分布动态、年龄结构、性别比、饱和密度、生长速率及其变量。

种群脆弱性分析的目的是建立一个最小存活种群,以减少灭绝的危险。灭绝可以有确定性灭绝和随机性灭绝。确定性灭绝是由于某些外部严酷的变化或力量,使物种无可逃脱而趋于灭绝,如冰川和毁林等。对猴子来说在一个区域由于毁林使所有的树木都消失了,这是一

种特殊力量;就猴子的特种寄生生物而言,所有猴子的死亡对它们也是一种特殊的力量,导致物种灭绝。随机性灭绝是正常的,是由于随机的变化或环境的干扰而致。通常这种干扰仅仅使物种变少,而不毁掉它。较小的种群对类似的和不同干扰比较脆弱,如果干扰的间隔期较短,每次干扰在种群能恢复到正常大小以前,这样将会使种群的忍耐超过极限。因而随机性灭绝是比较难以觉察的。由于生境破坏和过度收获,将减少种群到某一个极点,致使随机灭绝不可避免。例如一个主要栖息地的破坏,使种群的数量及分布都减少,它可能导致种群灭绝,也可能种群还能残存,但变为更片段化,增加了随机性灭绝的机率。种群统计随机性是灭绝的间接前兆,它是由个体出生和死亡的变量决定。一个小的种群,由于高的死亡率或低的出生率而导致随机性的灭绝。因此种群的大小对于物种灭绝的可能性影响极大(Gilpin 等, 1986)。

5.6.2 生境片段化

生境片段化对物种的灭绝具有重要的影响。所谓的生境片段化是指一个大面积连续的生境,变成很多总面积较小的小斑块,斑块之间被与过去不同的背景基质所隔离。包围着生境片断的景观,对原有生境的物种并不适合,物种不易扩散,残存的斑块可以看作“生境的岛屿”。对群落片断而言,它是孤立的。如果背景基质能够支持来自原有生境的很多的种群,或者斑块之间的散布力很强,在片断生境中的群落可以看作地区动、植物区系的样板。对于自然保护工作来说,面对连续的生境被破坏的事实,尽可能保护这些片断化生境中生存的物种库。生境片段化有两个原因会引起灭绝:一是缩小了的生境总面积会影响种群的大小和灭绝的速率。其次,在不连续的片断中,残存面积的再分配,它影响物种散布和迁移的速率。因此在生境破坏后,生境岛屿化对物种灭绝有着重要影响。

温带与热带的生物群落对生境片段化的反应是有差异的。温带的生物群落对生境片段化的影响的抵抗力较强,温带物种的密度较高,分布亦广,具有较强的散布能力。因此它们的种群可在较小斑块的适宜生境中生存,但是它们的局部灭绝的速率是较高的。这是由于种群波动很大,个体寿命较短。但是它们的漫游力高,在灭绝后可以比较容易从其他生境片断中出来,迅速地再聚集。虽然如此,实践证明片断化生境对温带大多数物种存在着严重威胁。在研究生境片段化的作用时,应以岛屿生物地理学理论为基础。该理论的提出认为海洋岛屿的物种数量是平衡的,或是达到动态平衡,也就是迁移和灭绝过程之间是动态平衡的。在一个岛屿上的物种平衡的数量,是决定于岛屿的性质,特别是它们的大以及迁入者潜在资源的距离和物种本身的特征,尤其是它们的散布能力和种群密度(Wilcove 等, 1986)。

5.6.3 灭绝的机制

灭绝的机制包括居住范围大小,生境异质性的消失,围绕着断片的生境影响,边缘效应和次生灭绝。

居住范围大小。某些片断对于某一物种来说,它的面积小于它们所需要的最小单位居住范围或领地,物种就受到威胁。这通常是对较大动物而言,例如在美国西部的雄性山地狮子的居住面积,需要 400km² 以上。如果不能达到它们所需的最小居住面积,物种常常在片断化的生境中消失。

生境异质性的消失。生境片段化的后果是生境异质性的消失。在看上去一致的大面积生境中,如森林或草地,实际上是由不同生境镶嵌而成。个别的片断不可能找到大面积原生生境中的不同小生境。斑块状分布的物种或仅利用小生境的物种在这种情况下更为脆弱。有

些物种在其生活周期中需要较多的生境,片断化的生境使它们在生境之间移动受到障碍,从而影响了这些物种的存活。

断片之间的生境影响。在一个真正的岛屿,海洋是一个障碍。潜在的迁入者,或者成功地迁入岛内,或者由于不能越过海洋而消亡。但是陆地上生境的断片,被居民点或农田景观所包围,它们与海洋不同,人类创造的景观可以直接地使断片中生存的物种灭绝。某些人类所建立的动物种群,伤害了断片中生存的物种。如在美国东部自 40 年代末以来,在小片林地中的鸣鸟的种群下降,其中因素很多,最重要的有两个原因,是由于营巢的捕食动物和奶牛边上灰头小鸟的同巢寄生现象增加,使鸣鸟种群数量下降,上述两个原因是人类改变景观的结果。

5.6.4 边缘效应

一般狩猎动物在生境边缘较多。实践证明,林缘对于森林植物和动物区系成分有不良影响。小片林地中心的种子雨是以林缘植物的种子为主,这样最终将改变森林的种类成分,内部的耐阴植物将被来自林缘的不耐阴的种类所替代。人们发现,很小的和形状不规则的森林保护区不大可能维持森林内部的植物种群。还有人证明鸣鸟在林缘不易做巢,而在林内做巢较成功。为了管理目的,必须了解深入到森林内部多少距离还能感到边缘效应。引起主要植被变化的边缘效应其边缘伸展距离约 10~30m,距离大小决定于边缘是南向,还是北向。就动物物种而言离森林内部约 300~600m,与边缘有关的捕食动物增加。在一个隔离的森林保护区内,下木层内部小气候条件差异很大,在边缘的 2m 以内的植被受到明显的影响。增加的辐射以及来自周围干热风改变了物理环境,影响到保护区内的动、植物区系。在保护区边缘与距离 100ha 的内部,相对湿度的差异,清晨为 5%,中午达 20%。在面积 100ha 保护区内,在边缘与距边缘 100m 处,阴蔽处的气温差异达 4.5℃(Lovejoy 等, 1986)。因此,森林面积若小于 100ha,就没有真正森林内部环境。

5.6.5 次生灭绝

片断化现象常常扰乱了群落内很多重要的生态学相互作用,包括捕食者—被捕食者、寄生生物—寄主、植物—传粉者的关系以及互惠共生。这些关系被破坏,将导致物种灭绝,并称之为次生灭绝。典型的次生灭绝是伴随着复杂的热带群落的衰败,在温带也有此现象。例如在美国东部的小片林地维持少数的大的捕食动物,它可以调节较小的杂食的物种。这些杂食的动物则吃森林鸣鸟的蛋,并在鸟巢上做巢,在小片林地中捕食动物做巢速率很高,则使森林鸣鸟下降。又如英国大的兰蝶,具有特殊的生活史,它的蛹期,必须在红蚁的巢中发育。由于当地土地发展,减少了家畜放牧,使它们所要求的空旷地减少,红蚁巢也相应减少,大的兰蝶则濒临灭绝的边缘。残留的种群通过复杂的链锁而逐渐消失(Wilcove 等, 1986)。

6. 生物多样性保护对策

6.1 生物多样性保护目标

生物多样性的保护与经济持续发展密切相关。保护生物多样性的目标是通过不减少基因和物种多样性,不毁坏重要的生境和生态系统的方式,来保护和利用生物资源,以保证生物多样性持续发展。达到这一目标有一个过程,这个过程可分为三个基本部分:挽救生物多样性,研究生物多样性,持续地、明智地利用生物多样性。挽救生物多样性亦即采取措施保护基因、物种、生境和生态系统;要尽力防止关键性自然生态系统退化,并加以有效管理和保

护;要维持已受人类干扰的陆地和水域多样性,并将受损害的物种回归到原来的生境中;同时在基因库,动物、植物及其他保护措施中保存物种和基因。研究生物多样性就是阐明生物多样性的组成、分布、结构和功能;了解基因、物种和生态系统的作用和功能;摸清被改变的系统与自然系统之间的复杂联系,并运用上述知识加以保持并持续发展。持续明智地利用生物多样性是指节约地利用生物资源,使它永不枯竭确保利用生物多样性来改善人类生存条件。生物多样性最佳经济利用方式是使它处于自然状态,保持生态和文化价值。

为了实现保护、研究和持续利用的目标,必须把生物多样性保护作为国家和地区的总体规划的一部分。在决策者的有力领导下,群众参与下才能实施。根据中国国情,生物多样性保护应进行全面规划、积极保护、科学管理和持续利用。

6.2 生物多样性保护的法律和法规的制定。

中国已制定了一系列与生物多样性保护有关的政策和法规。1963年就颁布了《森林保护条例》,规定保护稀有珍贵林木和禁猎区和保护区的森林。1964年国务院发出《水产资源繁殖保护条例草案》。1983年国务院发出《关于严格保护珍贵稀有野生动物的通知》。1984年颁布了《中华人民共和国森林法》。1985年全国人大常委会颁布《中华人民共和国草原法》,对于在草原上猎捕野生动物和采挖野生植物作出了严格规定。1986年颁布的《中华人民共和国渔业法》和《中华人民共和国土地管理法》。1987年国务院发布了《关于坚决制止乱捕滥猎和倒卖走私野生动物的紧急通知》加强对野生动物出口管理。特别是1988年全国人大通过了《中华人民共和国野生动物保护法》以及1989年颁布了修订的《中华人民共和国环境保护法》,其中都有保护珍稀濒危物种的规定。此外,还制订了很多条例,均与野生生物保护有关;对于国家颁布的立法和条例必须严格执行,这是生物多样性保护的重要保证。

6.3 确定生物多样性保护原则,明确保护对象和目的

保护生物多样性首先要保护地球上各类动、植物类群的组合。因为地球上各不同地理区域的物种是不可替代的。在全球范围来看,我们在各生物地理区内均应有就地保护的措施,对每个生物地理区中的各类生物群系(Biome)或特有景观应加以保护。对于一个国家和一个地区来说,要考虑更低级的单位,如生态区也就是以相似气候、植被类型和土壤为依据来划分的。目前我们尚没有开展生物地理区划及生态区划的研究。但是我们在确定生物多样性保护原则时,常常以气候区划、植被区划、动物地理区划以及综合自然地理区划为依据来确定生物多样性保护原则。更重要的是对每个自然区域的遗传资源、物种、自然生态系统及生物群系(Biome)包括地带性、过渡带、山地的生物群系以及特有的景观类型必须加以保护。其目标是为了对生物多样性进行挽救、研究和持续发展,达到保护和持续利用的目的。充分发挥生物多样性的直接价值和间接价值,为经济持续发展作出应有贡献。

6.4 生物多样性的就地保护

6.4.1 自然保护区的合理布局

由于中国地域广阔,气候多样,地形复杂,加上陆地受到海洋气候影响不一,使得中国各地的气候、植被、动植物区系和地形、地貌条件变化很大。再加上不同地区经济发展程度不一,人类干扰对生物多样性影响甚大。因此应对就地保护主要形式—自然保护区和国家公园有个总体规划。我国应在森林区、草原区、荒漠区、内陆湿地、海岸带和海洋以及农业区进行自然保护区的合理布局。我国保护区数量已达700多个,应根据已建立的保护区的分布状况,考虑对某些空白点进行补充。

6.4.2 自然保护区建立的原则和方法

自然保护区的建立,要选择有代表性和科学意义或实践意义重大的地段建立。在不同自然带和大的自然地理区域内,对天然生态系统保存较好的地区,应首先选为保护区。有的地区天然生态系统已遭破坏,但其次生类型只要通过保护能够恢复的,亦应建立保护区。对于国家级一类和二类保护动物主要栖息繁殖地和植物的原生地或集中分布区均可建立保护区。对有特殊保护意义的天然和文化景观、洞穴,以及岛屿、湿地、海岸和海洋等生态系统均应加以保护。此外对栽培植物和家养动物的野生亲缘种集中分布地可建立保护区或保护点。

6.4.3 保护区的主要类别和管理目标

根据 IUCN(1985)对保护区的分类和保护目标,把保护区分为 8 种类别。

科学保护区/严格保护区:这类保护区不受人类干扰。使所保护的各类生态系统能保证维持其正常的自然生态过程,并可作为遗传资源基因库。这类保护区为进行科学研究、环境监测和教育服务。

国家公园:主要是有国家和国际意义的自然区域或风景区。用于科研、教学和娱乐的目的。这类保护区面积较大,不能因人类活动而改变其自然风貌。不允许有商业性对资源消耗活动的存在。

自然遗迹保护区:这类保护区面积较小,保护和维持具有国家意义的特殊的自然风貌。

人工维持的自然保护区/野生生物保护区:为了保护重要的物种、分类群、生物群落或环境自然特征,必须要加以人工控制,才能保证它们所需的自然条件,并允许对某些资源进行有控制的利用。

景观保护区:涉及范围较广,包括自然和半自然的文化性景观,反映民族风俗习惯、宗教信仰及其土地利用方式而形成特殊景观的保护区。这类保护区为社会提供旅游场所。

自然资源保护区:为了未来综合利用当地的资源,对于具有丰富自然资源的地方加以保护。

人类学保护区:维持当地人类社会生活方式,不受现代技术干扰的保护区。

多种经营管理区/资源经营管理区,这个区域的目标是提供持续的产品,如水、木材、野生生物和牧草以及娱乐活动。

此外,尚有世界历史遗产保护地。这是根据《世界文化和自然历史遗产保护公约》而开始建立的。它的保护对象有地质年代过程中各阶段生物进化和人及其自然环境相互形成的著名地区;某些独特、稀有或绝无仅有的自然环境,具有异常的条件和关键因子的地方。它们都具有国际意义。生物圈保护区开始是由联合国教科文组织根据“人与生物圈”计划而建立的保护区,它侧重于教学、监测、研究和生态系统保护等方面。有不少自然保护区和国家公园也是生物圈保护区,如鼎湖山、梵净山、武夷山自然保护区,也是生物圈保护区,它是经“人与生物圈”国际协调理事会审定认可的(金鉴明,1991)。目前生物圈保护区的概念已被广泛接受,并作为一种改革途径,促进生物多样性保护与生物资源持续利用紧密结合。生物圈保护区着重于研究、监测、培训等方面,以支持保护与发展的目的(McNeely,1992)。

6.4.4 自然保护区规划与设计

为了保护生物多样性,首先要确定保护区的面积,这是至关重要的问题。自然保护区的面积应根据保护对象和目的而定。应以物种—面积关系,生态系统的物种多样性—稳定性,以及岛屿生物地理学为理论基础来确定保护区的面积。通常物种与其生存空间存在着明显

关系,在一个区域内,随着面积的增大,单位面积上物种数目增加,但是面积增加到一定程度,物种数量并不无限增加。作为保护区的面积大小,不仅要考虑物种数量,还要考虑到物种正常繁育所必须的空间。目前保护区大多是孤立地分布在人为活动的环境中,呈岛屿状分布。它的面积大小,亦关系到生态系统能否维持其正常生态过程。一般认为面积小的斑块,维持的物种相对较少。物种的多样性与维持生态系统的稳定性有关。稳定性是指生态系统在一定干扰条件下能维持平衡。在考虑保护区的面积时,尽可能包括有代表性的生态系统类型及其演替系列。也就是以生物群系为保护对象。如森林保护区面积就不限于森林保存较好地段,还应保护次生林及不同演替阶段的群落,以及森林已被破坏但仍保存原有生境的地段。这样保护区的面积相对就较大,特别是大型动物的活动需要较大面积。一般认为面积大的保护区比小保护区就地保护效果好。建议保护区面积一般应在1万~5万ha之间。生境相似的保护区,因某些原因又不得不分为不相连的小保护区,这些小保护区之间的距离应尽量靠近,便于物种在各保护区之间迁移和再定居。几个不相连的保护区还可用廊道把它联结起来,增加生境多样性,以增强物种存活能力。总之,保护区的面积大,有利于生物多样性保护。但是面积太大,在管理上存在着困难。也有人建议把保护区分为不同等级,国家级保护区应面积较大,而数量较少;省级保护区面积可缩小些,数量较多;地区性保护区的面积可小些,但数量可以多些。一般而言,保护区的面积主要与残存的自然生态系统的面积有关,可根据实际情况加以确定(Wilcove等,1986;王献溥,1989)。

保护区的形状理想的应是圆形,圆形设计可减少保护区内物种扩散距离。如果保护区太长,区内局部发生干扰,物种从中心向边缘地区扩散效率很低,会形成局部物种灭绝。一般把保护区分成三个部分,即核心区、缓冲区和实验区。

核心区是原生生态系统和物种保存最好地段,应严格保护,严禁任何狩猎和砍伐。主要任务是保护,维持基因和物种多样性,并可用于生态系统基本规律研究。

缓冲区,一般应位于核心区的周围,可以包括一部分原生性生态系统类型和由演替类型所占据的受过干扰的地段。缓冲区一方面可防止对核心区的影响和破坏,另一方面可用于某些试验性和生产性的科学研究,但不应破坏其群落环境,可进行植被演替和合理采伐更新试验,以及野生经济生物的栽培或驯养等。

实验区,在缓冲区周围还要划出相当面积作为实验区,保护部分原生或次生生态系统类型。主要用作发展本地特有生物资源的场地;也可作为野生生物就地发展繁育基地;还可根据当地经济发展需要,建立各种类型人工生态系统,为本区域生物多样性恢复进行示范。利用实验区的成果在当地推广,为当地人民谋利益,减少保护区与当地人民的矛盾。为此自然保护区必须有强有力的领导,并向科研和教学部门开放,吸引科技人员去保护区进行合作研究,把保护区办成保护、科研、教学、生产和旅游多功能的场所。

6.4.5 加强保护区外的就地保护

自然保护区的建立需要大量的人力、物力,因此保护区的数量终究有限。然而某些濒危物种、特殊生态系统类型、栽培和家养动物的亲缘种不一定都生活在保护区内,有些可以设立保护点。还应从多方面采取措施,在林业上应采取有利生物多样性保护的林业经营措施,特别应禁止采伐残存的原生天然林,及保护残存的片断化的天然植被如灌丛、草丛。禁止开垦草地、湿地。保护海岸和海洋,防止过度捕捞和海产养殖所造成的局部污染。

6.5 迁地保护中应注意的问题

植物园、动物园、水族馆、种子库和基因库的建立都是迁地保护的重要措施。生物多样性保护应以就地保护为主,对某些濒危物种而言,迁地保护也是必不可少的手段。中国至今已有 110 个植物园。建立植物园的目的很多,但作为生物多样性迁地保护的场所,在珍稀濒危物种的迁地保护时,一定要考虑种群的数量,特别对稀有和濒危物种引种时,要考虑引种的个体数量,因为保持一个物种,必须以种群最小存活数量为依据。很多植物园的某些物种形成小片林地或草地,这就很有意义。对某一个种仅引种几株个体,对保存物种的意义有限。而且一个物种种群最好来自不同地区,以丰富物种遗传多样性。目前,我国植物园面积较小,达到这样目的,有一定困难,因此只能选择濒危物种进行保护。我国动物园对濒危物种的繁殖做出很大努力。现有动物园 41 个,还建立了不少野生动物人工繁育场,使一度濒临灭绝的大熊猫、扬子鳄、朱鹮和东北虎等近 10 种濒危动物开始复苏,还有不少(约 60 种)濒危珍稀野生动物人工繁殖成功,近年来还加强珍稀水生动物的保护。迁地保护的物种最终还应回归大自然,这是在迁地保护过程中应加以注意和探讨的问题。

7 有关生物多样性保护的研究项目

生物多样性保护的基础研究必须是多学科、综合性,才能解决保护中急需解决的问题。它不仅需要生物学各分支学科的相互交叉,同时还必须加强生物科学与社会科学紧密联系,才能使生物多样性保护工作得以真正实现。遗传学、生物地理学、植被、种群和生态系统生态学 and 恢复生态学、保护生物学是保护生物多样性的重要理论基础(Solbrig, 1991; Lubochnenco, 1991; WRI 等, 1992)。

7.1 物种、栖息地、生态系统以及遗传多样性的调查和编目

这项研究要解决以下几个问题,即世界上或某个国家物种和生态系统分布状况;确定生物多样性变化速率,怎样的变化速率将对群落结构和生态系统过程产生影响。生态系统中关键种的确定,它的存在与否对生态系统的结构变化的影响。

7.2 生物多样性在维持生态系统结构与功能中的作用研究

主要研究生物多样性在生态过程中的作用包括系统中的水和养分循环,能量流动,系统的稳定性和土壤形成过程中的作用;评价生物多样性消失的后果。

7.3 人类经济活动对生物多样性影响

探讨个体、种群、生态系统对人类干扰方式、范围、频度的反应;土地和水资源利用方式的变化对物种多样性和生态学过程的影响;人类引起的和其他环境变化对物种进化的影响等。

7.4 生态系统片断化对生物多样性的影响

主要研究生态系统片断化的面积大小,各断片之间的距离对物种多样性和生态过程的影响;研究断片周围的环境对生态系统断片的边缘效应及其对生物生长发育的影响;片断化对物种灭绝的影响。

7.5 生物多样性恢复研究

通过发展、试验和应用恢复生态学原理,加强对被破坏和退化的生态系统恢复的基础研究。主要研究生物内部遗传结构和物种的多样性与生态系统的功能如生产力、养分循环、污染物的贮存和排放等等的联系;在退化生态系统中,物理和生物因子如何分别地和综合地影响物种生活史特点以及对种群和群落结构的影响;试图应用生态学与进化的原理为恢复的

研究项目提供研究纲要;恢复生态学(Restoration ecology)中的恢复,是指某类退化生态系统恢复到原有的群落结构、自然物种的组合及其生态功能,当然所谓“原有”的特征是相对而言的。

7.6 生物多样性持续利用研究

发展、试验和应用生态学原理在较大范围内规划、持续利用和经营生态系统。探讨物理因子和群落的相互作用对被开发物种的种群生产力的影响;物种、相互依赖的植物群和生活型的“最小混合体”,能否导致特殊生态系统的持续能力;土著的动物和微生物,是否可保存和参与由植物物种新组合所构成的持续的生态系统中;有关维持和阻碍物种共存的机制。

7.7 加强种群生物学研究

对濒危种、稀有种、旗舰种(Flagship species)、经济种、生态系统中的优势种、关键种(Keystone species)进行种群生态及生殖和种群遗传结构等研究。

7.8 主要农作物、果树、树木等经济植物、经济动物及其野生亲缘种的种质资源及遗传多样性的研究

该项研究是遗传资源保存、品种改良、生物生产力的提高的重要理论依据。

7.9 生物多样性长期监测

扩大和改善对生物多样性和生态过程的监测。在典型地区进行长期生态学研究,深入了解生态系统的组成、结构、功能以及动态变化。

7.10 生物多样性信息系统的建立

通过多种信息源的收集,建立植物、动物、微生物及生态系统的数据库、图形库、模型库以及专家系统,为中国生物多样性保护提供决策性的建议。

7.11 生物多样性保护方法研究

为了保护物种和种群,发展确定最小生存种群和遗传变异数量的方法;改进自然保护区的选择、设计和管理的方法,包括缓冲区和廊道的利用;发展自然保护区外的生物多样性保护和持续发展的方法;发展生物地理区域管理方法;发展就地保护与迁地保护相结合的方法。

参考文献

- 王献溥等. 1989. 自然保护区的理论与实践. 北京: 中国环境科学出版社
- 世界银行. 1992. 世界发展报告: 发展与环境. 北京: 中国财政经济出版社
- 李哈滨, J. F. Franklin. 1988. 景观生态学—生态学领域里的新概念构架. 生态学进展, 5(1): 23—33
- 伍业钢, 李哈滨. 1992. 景观生态学理论和发展. 见刘建国(主编), 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 30—39
- 陈灵芝(主编). 1993. 中国的生物多样性——现状与保护对策. 北京: 科学出版社
- 陈昌笃. 1991. 景观生态学的理论发展和实践应用. 见马世骏(主编), 中国生态学发展战略研究(第一集). 北京: 中国经济出版社, 232—250
- 汪松, 陈灵芝等. 1990. 中国科学院生物多样性研讨会会议录. 北京: 中国科学院生物科学与技术局
- 金鉴明等. 1991. 自然保护概论. 北京: 中国环境科学出版社
- 侯学煜. 1988. 中国自然地理——植物地理(下册). 北京: 科学出版社
- Atkinson, I. 1989. Introduced Animals and Extinctions. In Western, D and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twerty—First Century*, 54—75

- Brown, J. H. and A. C. Gibson. 1983. *Biogeography*. ST. Louis Toronto, London; The C V Mosby Company
- Brown, J. H. 1988. Species diversity. In Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*. London; Chapman & Hall, 57—89
- Brown, L. R. et al. 1992. *State of the World*. New York; W. W. Noston & Company
- Diamond, J. M. 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 75
- Gilpin, M. E. and M. E. Soule. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, 19—34
- Forman, R. & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons
- IUCN. 1985. *United Nations List of National Parks and Protected Areas*. Gland, Switzerland; IUCN
- Lovejoy, T. E. et al. 1986. Edge and other effects of isolation on a Amazon forest fragments. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, 257—285
- Lubchenco, J. et al. 1991. The sustainable Biosphere Initiative; An Ecological Research Agenda, *Ecology*, 72(2): 371—412
- McNaughton, S. J. 1989. Ecosystem and conservation in the twenty— first century. In Western, D. and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. Oxford; Oxford University Press, 109—120
- Myers, A. A. and P. S. Giller. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. In Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*. London; Chapman & Hall. 1—12
- McNeely, J. A. et al. 1990. *Conserving the World's Biological Diversity*. Washington, D C and Gland, Switzerland
- McNeely, J. A. et al. 1992. *Parks for Life*. Gland, Switzerland; IUCN
- Noss, R. F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. In Hudson, W. E. (ed.). *Landscape Linkages and Biodiversity*. Island Press, 27—39
- Raven, P. H. 1986. *Biology of Plants*, (fourth ed.). Worth Pub. Inc., 671—697
- Ryan, J. C. 1992. Conserving Biological Diversity. In Brown, L. R. et al (eds.). *State of the World*. Sinauer Associates Inc. Publishers
- Smith, R. L. 1990. *Ecology and Field Biology*, (fourth ed.). New York; Harper Collins. 714—729
- Solbrig, O. T. 1991. *Biodiversity*. MAB Digest No. 9, Paris; UNESCO
- Walter, H. S. 1984. *Vegetation of the Earth*. Berlin; Springer—Verlag
- Walter, H. S. and W. Breckle. 1985. *Ecological Systems of the Geobiosphere*. Berlin; Springer—Verlag
- Wilcove, D. S., C. H. McLellan & A. P. Doboson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology*, Sinauer Associates Inc. Publishers
- Wilson, E. O. et al. 1988. The Current state of biological diversity. In Wilson, E. O. (ed.). *Biodiversity*. Washington, D C; National Academy of Sciences Press
- WRI, IUCN and UNEP. 1992. *Global Biodiversity Strategy: Guidelines for Action to Save, Study and Use Earth's Biotic Wealth Sustainably and Equitably*. Washington, D. C. ; WRI

第二篇 原理与方法

第三章 生物多样性保护的若干理论基础

张知彬

1 前言

近百年来,由于人类的破坏和干扰,全世界范围内野生生物的种类和数量急剧减少。据估计,到2000年,将有15%~20%的物种面临灭绝。物种消失的速率几乎为自然灭绝的1000倍。

生物多样性是全人类的共同财富。它不仅是人类赖以生存的最基本的条件,而且在维持全球生态平衡上具有十分重要的意义。因此物种多样性的丧失是全人类无法弥补的重大损失。目前,世界各国都已注意到生物多样性保护的重要性。在1992年巴西环境与发展大会上,绝大多数的国家都签署了《生物多样性公约》。于是,生物多样性保护事业在全世界蓬勃开展起来。

生物多样性保护与过去单纯的物种保护有所不同。它着重从基因、物种、生态系统和景观四个层次上开展全方位的物种保护工作。由于物种灭绝的规模不再局限在某些物种,而是成千上万的物种区域性发生灭绝,所以生物多样性保护除了继续单个或多个珍稀濒危物种的保护和拯救外,更重要的任务是全球和区域性生物多样性的保护。

生物多样性保护是20世纪末的新兴领域,对许多人来讲,还比较陌生。而且国内外生物多样性的研究也大都刚刚起步,还比较缺乏理论的系统指导。当然这并非指以前或是现在正在开展的工作是盲目的。真正的问题是生物多样性保护的确需要有一套比较完整的理论体系作基础,以便今后工作的顺利开展。

近十几年来,与生物多样性保护紧密相关的保护生物学得到很大发展。例如,异质种群(Metapopulation)和最小生存种群(Minimum viable population,简称MVP)是国际上保护生物学的热点,在珍稀濒危物种保护、拯救及自然保护区设计上有重要意义。

生物多样性保护的理论就是要阐述物种多样性消失的原因、机制和过程,为生物多样性的保护、恢复和创建提供依据。有关生物多样性大规模消失的原因已基本查清,主要有四类:(1)栖息地损失,片段化(Fragmentation)和隔离(Isolation);(2)栖息地环境质量恶化;(3)资源过度开发;(4)外来种生态入侵(Ecological invasion)。栖息地损失、片段化和隔离主要由于砍伐、垦荒、火灾引起的。例如,现在每年砍伐的热带森林为1700万公顷(世界资源研究所等,1992)。这意味着赖以生存的生物物种也要随之绝迹。许多珍稀动物不仅数量减少了,而且被分隔成若干小种群,每一个小种群随时面临灭绝。栖息地环境质量恶化主要由于化学污染和人类活动如旅游等引起的。它通常降低物种的生育率和存活率,使种群走

向衰亡。例如 DDT 对鸟类卵壳形成有破坏作用,是引起许多鸟类灭绝或濒临灭绝的元凶。引起资源过度开发的情况主要有过度狩猎、捕捞和开采。受害对象一般是一些具有经济价值的种类如毛皮兽和中草药等。世界范围内的走私活动以及饮食文化加剧了资源开发,甚至掠夺式的滥捕滥猎,乱采乱挖。生态入侵主要指由于有目的或无意识地引进外来物种,造成爆发性蔓延发生,破坏了当地物种的栖息生存环境,导致物种多样性的消失。

以上四种生物多样性消失的原因表现在种群水平上,又有所区别。对于第(1)种情况,物种灭绝的过程为:大种群→若干碎裂小种群→小种群→灭绝(图 1a);而对于第(2)~(4)种情况,主要表现为:大种群→中种群→小种群→灭绝(图 1b)。这说明物种灭绝是由某种系统胁迫(Systematic stress)的作用,逐渐导致灭绝。当胁迫因素是灾难性时,物种灭绝也可能表现为:大种群→小种群→灭绝(图 1c)。通常这几种形式都是共同作用的。物种既受到片段化和隔离的影响,可能同时又受到某种系统胁迫如化学污染等的影响。这样物种灭绝的概率和速率会更大。

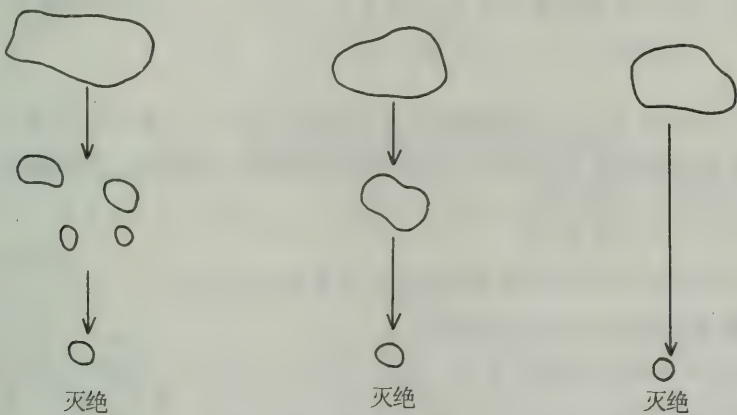


图 1 物种灭绝的过程和形式

物种的栖息地受到片段化、隔离或系统胁迫作用后,它的命运如何?生存时间会有多长?这就是生物多样性保护理论要解决的关键问题。从种群和群落水平上,涉及的理论主要有岛屿生物学理论、异质种群理论、最小生存种群理论。限于篇幅,本文只对这些理论加以简要介绍,并着重突出相互之间的联系,力求将它们纳入生物多样性理论的整体框架内。至于对某一理论更深入、具体的介绍详见有关参考文献。

2 岛屿生物学理论

2.1 岛屿和栖息地岛屿

岛屿(Island)通常是指历史上地质运动形成的,被海水包围和分隔开来的小块陆地。对生物来讲,岛屿意味着栖息地的片段化和隔离。物种在岛屿之间的迁移扩散很少。许多情况如湖泊、间断的高山草甸、片段化的森林和保护区等类似岛屿的地方,被称为栖息地岛屿(Habitat island)。

2.2 物种数目的分布规律

早在 60 年代,生态学家们就发现岛屿上的物种数目明显比邻近大陆的少。并且面积越小,距离大陆越远,物种数目就越少。例如我国雁荡山,兽类 20 种,鸟类 31 种;而附近的一

个岛屿上兽类仅有 5 种, 鸟类仅有 11 种。舟山群岛(面积在 0.25 ~ 524 平方公里之间)兽类种数随面积增加而增加(Zhuge 等, 1985)。英国本地产陆生兽类 44 种, 而更远离大陆 32 公里的爱尔兰仅有 22 种。对于能飞行的蝙蝠和鸟类也是如此。英国有 13 种蝙蝠, 而爱尔兰仅有 7 种; 英国有鸟类 171 种, 而爱尔兰仅有 126 种, 其中 24 种只是偶尔出现(Gorman, 1979)。这些事例充分说明岛屿面积和隔离在决定物种数目上起着十分重要的作用。

物种数随面积的增加一般符合下列关系式:

$$S = C \cdot A^z \text{ 或 } \text{Log} S = \text{Log} C + z \cdot \text{Log} A$$

这里, S 为物种数, A 为岛屿面积, C, z 为常数。 C 值主要取决于测度单位及栖息地和生物类群, z 值一般在 0.24 ~ 0.34 之间(Gorman, 1979)。

参数 C, z 值的生物学意义对理解物种数在岛屿上的分布规律是十分重要的。若对 $S = C \cdot A^z$ 求导, 即:

$$dS/dA = C \cdot z \cdot A^{(z-1)}. \quad (1)$$

说明随面积增加, 物种增加的数目与 C, z 都有关。若将公式(1) 两边同除以 S , 即:

$$\frac{dS/dA}{S} = \frac{C \cdot z \cdot A^{(z-1)}}{S} = \frac{C \cdot z \cdot A^{(z-1)}}{C \cdot A^z} = \frac{z}{A}$$

该公式与上式不同之处在于它反映随面积增加, 物种数目相对增加的程度, 排除了物种丰富度的影响, 更直接地反映岛屿面积的效应, 它只与参数 z 值有关。因此参数 z 值的大小一直作为衡量岛屿效应的重要指标。

2.3 物种数目分布的机制与假说

对物种数目随面积和隔离度变化的原因, 主要有以下假说:

2.3.1 平衡假说(Equilibrium hypothesis)

MacArthur 和 Wilson(1967)认为, 岛屿上物种数目是迁入和消失之间动态平衡的结果。如图 2 所示, 物种迁入率(I)随物种数(S)增加逐渐下降, 而消失率(E)却逐渐上升。这主要是由于竞争压力的作用。当 $I=E$ 时, 达到平衡物种数(S_0)。当面积增加时, 迁入率曲线上升至 I' , 消失率曲线下降至 E' , 当 $I'=E'$ 时, 得新的平衡数目 S' , 比原平衡数目 S 大。反之亦然。

当迁入率(I)= 消失率(E) 时形成平衡物种数目 S_0 。若面积增加, 则形成新的平衡物种数目 S' , 且 $S' > S_0$; 反之, 有 S'' , 且 $S'' < S$ 。

根据平衡假说, 隔离度越大, 物种数也应越小。因为迁入率(I)变小, 平衡物种数也小。迁移扩散在决定物种数目上起着重要作用。例如, 在以上例子中, 鸟类由于能飞行, 岛屿鸟类物种数目占大陆的 35% ~ 74%; 而岛屿陆生兽类仅占大陆的 25% ~ 50%。岛屿面积变小, 物种消失率增加的原因是由于种群生存面积不足时会导致遗传多样性的丧失, 降低了物种的适应力。种群变小增加了种群随机灭绝的概率。这就是平衡假说中的岛屿面积效应。

2.3.2 栖息地异质性假说(Habitat heterogeneity hypothesis)

William(1964)认为面积增大包含了更多类型的栖息地, 因而更多不同的物种存在。Westman(1983)和 Buckley(1982) 也认为物种随岛屿面积增加而增加的原因是由于栖息地增加的结果, 而不是平衡假说中岛屿面积效应的结果。

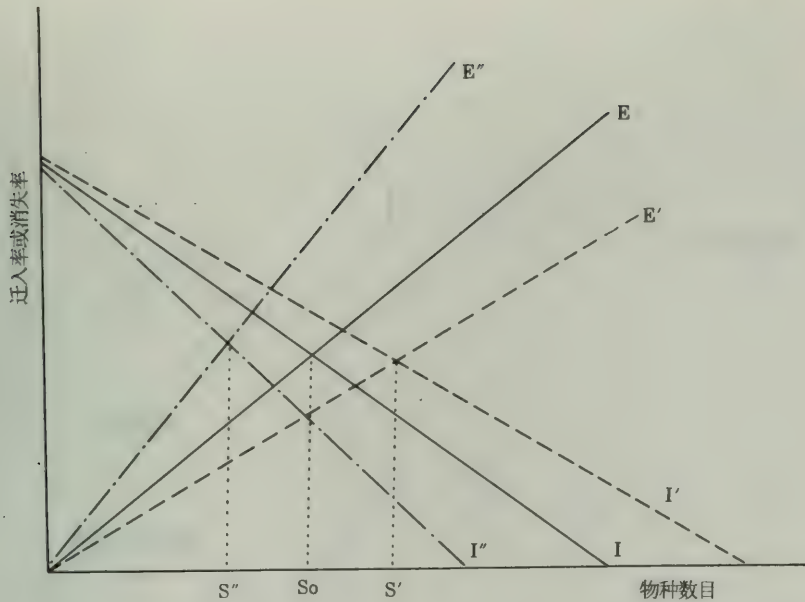


图2 平衡假说中物种数和面积的关系机制

对大陆连续栖息地物种数与面积关系的研究也同样发现：物种数随面积增大而增加，并符合 $S = C \cdot A^z$ 关系式，但 z 值较小，一般在 $0.12 \sim 0.17$ 之间 (MacArthur 和 Wilson, 1967)，而 C 值较高。

2.3.3 随机样本假说(Random sampling hypothesis)

随机样本假说认为物种在不同大小岛屿上的分布是随机的，大的岛屿只不过是大的样本，因而包含着较多的物种。Dunn 和 Loehle (1988) 指出，取样范围会影响物种数—面积的关系。如果取样范围过窄，就很可能反映不出物种数随面积增大而增加的趋势，甚至会出现 $z < 0$ 的情况 (Levenson, 1980; Weaver 和 Kellman, 1981)。

2.3.4 其它

对于栖息地岛屿，边缘效应可能会影响物种数和面积的关系，甚至也会出现 $z < 0$ 的情况。

栖息地面积变小或隔离导致物种生存空间变小，这种效应并不是说仅大型动物易受影响。事实上，对于小型动物也是一样。通常不同动物的栖息地是交错相嵌分布的。岛屿片段化和隔离后，物种的周边或片段 (Fragments) 将与“母体”栖息地失去联络 (图3)。尽管岛屿面积足够大，但实际上物种的栖息地面积太小，连小型动物物种生存下来都不可能。这种片段化的结果通常是优势种生存下来，其他物种先灭绝。

以上几个有关物种分布机制的假说，有些是相互补充的，有些存在较大分歧。平衡假说和异质性假说具有互补性。在没有岛屿效应的情况下， z 值在 $0.24 \sim 0.34$ 之间，这表明除了异质性的作用外，岛屿面积效应也很重要。

2.4 保护区设置原则

岛屿生物学旨在从群落水平上探明物种在岛屿或栖息地岛屿上的分布消失规律，为生物多样性的保护提供对策。与其密切有关的具体工作是自然保护区的设置原则。但是，由于不同假说在认识的差异，或出发点的不同，在考虑保护区设置原则上也不一样，现简单介

绍如下：

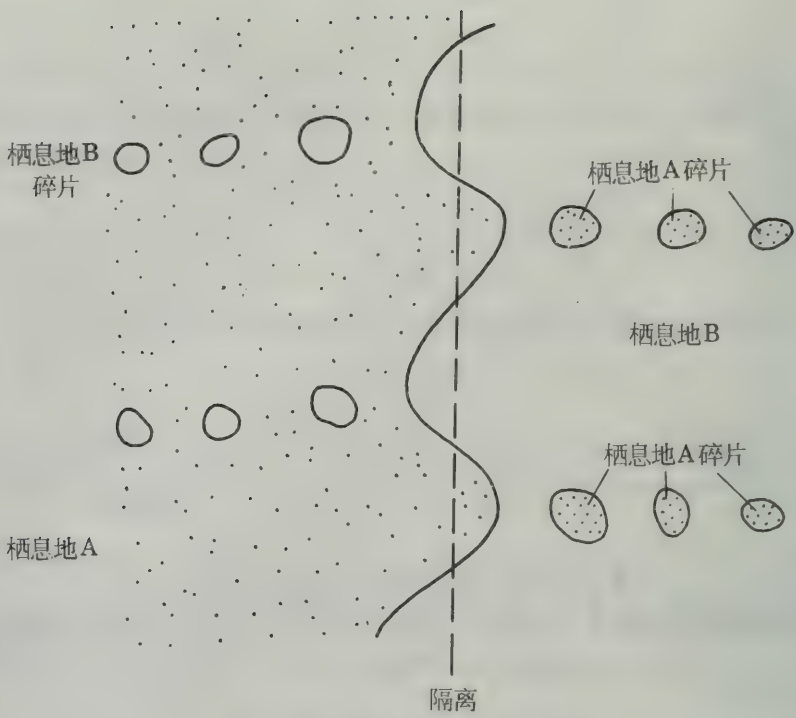


图3 两种镶嵌栖息地片段化示意图

2.4.1 Diamond 设计原则

根据平衡假说，Diamond 等(1976)总结了自然保护区设置上的几点原则：

- a. 保护区面积越大越好；
- b. 单个保护区要比面积相同，但分隔成若干小保护区好；
- c. 若干个分隔的小保护区越靠近越好；
- d. 若干个分隔的小保护区排列越紧凑越好，线性排列最差；
- e. 有走廊连接的若干分隔的小保护区比无走廊连接的好；
- f. 圆形保护区比条状保护区好。

原则 a 主要依据平衡假说的面积越大，包含的物种数越多的原理。原则 b-f 主要依据隔离度越小，物种数愈多的原理。但这些原则并非为所有的生态学家所接受。

2.4.2 异质性原则

栖息地异质性假说认为，物种数随面积增大而增加主要由于栖息地异质性增加。它不赞同在同一地区设置太大的保护区。因为其异质性是有限的。故建议从较大地理尺度上选择多个小型保护区。

2.4.3 保护区最适面积

是否存在保护区最适面积？这仍然是当今自然保护区设计研究中的一个热点问题。Usher(1986)曾考虑三种情况(图4)。只有当物种数与面积关系曲线呈I,II两种情况时，最适面积才能确定，它们分别是 A_0 或介于 A_1 和 A_2 之间。

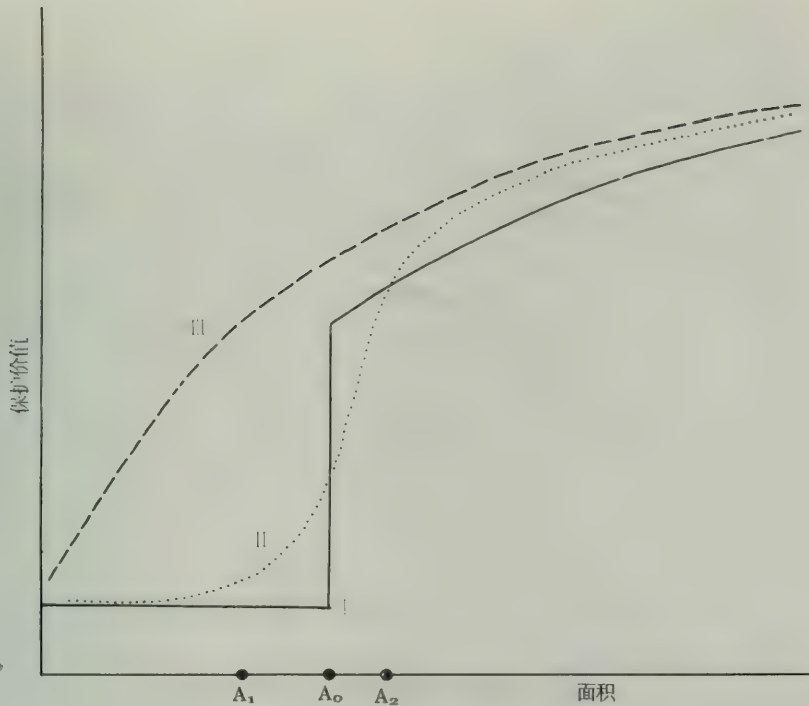


图4 有关保护区最适面积的三种模式

如果仅从消除平衡假说中岛屿面积效应的角度出发考虑保护区最小面积,可以获得一个比较具体的算式。如图5所示,由于大陆连续栖息地中参数 z 值(z_1)小于岛屿性的 z 值(z_2),而参数 C 值(C_1)却大于岛屿性 C 值(C_2),这样物种数 S 在面积 A_0 处必然有一交叉点 S_0 , A_0 可以根据下式求得:

$$\text{Log} S_1 = \log C_1 + z_1 \cdot \text{Log} A$$

$$\text{Log} S_2 = \log C_2 + z_2 \cdot \log A$$

当 $S_1 = S_2$ 时,求解:

2.5 未来研究的重点

岛屿生物学的研究已近30年,以前的研究过多地停留在表面现象上,即物种数和面积的关系,对岛屿生物学机制的研究不够。今后要着重分析随着面积和隔离的变化,哪些物种消失了,哪些物种生存了下来。这些往往被多数生态学家所忽视。

通常,由于所调查的岛屿或栖息地岛屿的物种数及组成已达到,甚至接近平衡状态。再想在此基础上研究物种灭绝再定居规律有一定困难,它需较大时间尺度上的观察和研究。但是,利用以小型动物如昆虫等作实验对象,通过人工“岛屿”模拟,观察可控条件下物种在“岛屿”上的变化规律却能在短时间内获得一些有价值的结论。也可以考虑结合大型工程建设如我国的三峡工程开展研究。这种大型工程建设中,人为地形成许多岛屿,为实地考察和研究物种多样性消失规律与机制,验证现有假说提供了十分难得的机会。

$$A_0 = \exp \{ \ln(C_1/C_2) / (z_2 - z_1) \}$$

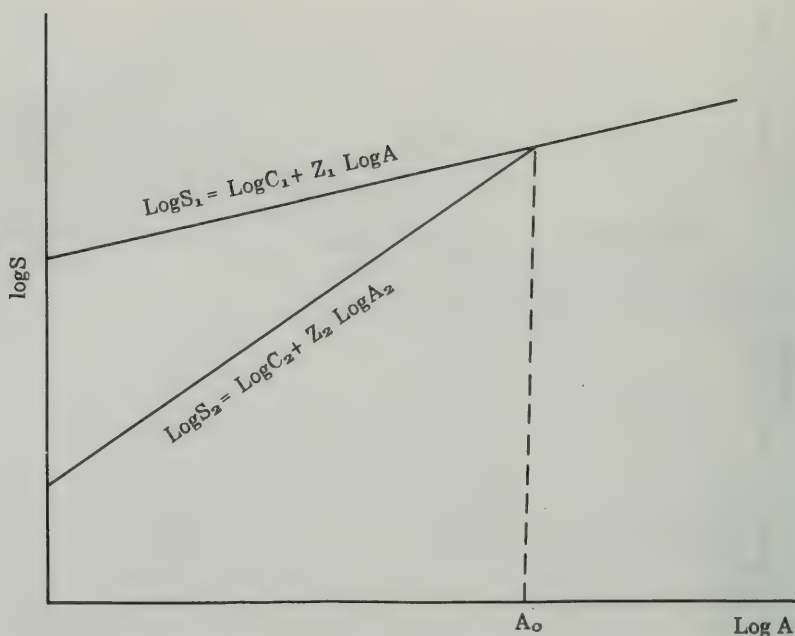


图5 大陆连续栖息地和岛屿物种—面积的对数关系

3 异质种群(Metapopulation)理论

3.1 异质种群概念及其形成背景

几乎在 MacArthur 和 Wilson 探索岛屿生物学的同时, Levin(1970) 提出了异质种群的思想。按照 Levin 的定义, 异质种群是若干相邻的、半隔离的小居群 (Small local population) 的集合体。这些小居群呈斑块状分布, 很不稳定, 经常面临灭绝。小居群之间时常有个体迁移和扩散。因此, 异质种群在时间、空间和功能上均是一个生态单元。Boorman 和 Levitt(1973)对 Levin 的异质种群概念不完全赞同。他们认为异质种群应包括一个较大且稳定的居群。但仍然承认异质种群的小居群经常面临灭绝和再定居。

Hanski 和 Gilpin(1991)从空间尺度上进一步明确了异质种群的特征。他们根据物种的扩散情况, 划分成: (1)居群尺度(Local scale)。指物种个体日常取食, 繁殖等活动范围; (2)异质种群尺度(Metapopulation scale)。不同小居群之间的个体可以越过不适宜生境进行交流、接触, 但并不频繁; (3)地理尺度(Geographic scale), 物种个体不可能或很难到达其它种群分布的区域。这种划分基本上对应 Merriam(1988)对种群空间等级(Spatial hierarchy)的排列(图6)。但不同的是, Merriam 将所有的异质种群合并为一个具有整体进化意义的单元 (Evolutionary deme)。

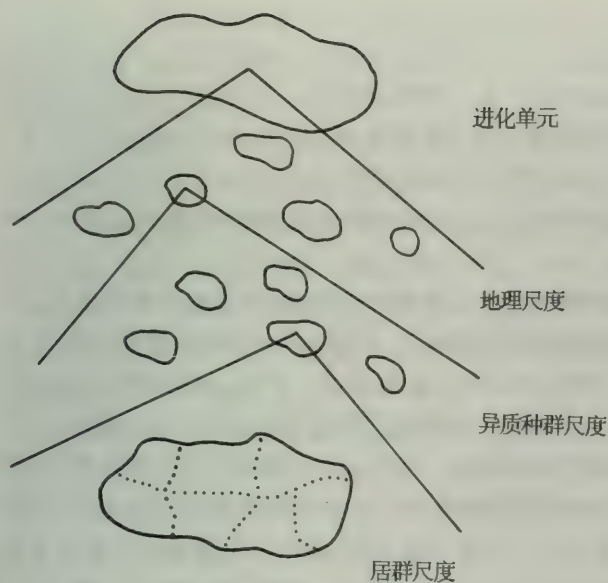


图 6 种群空间等级划分 (Merriam, 1988)

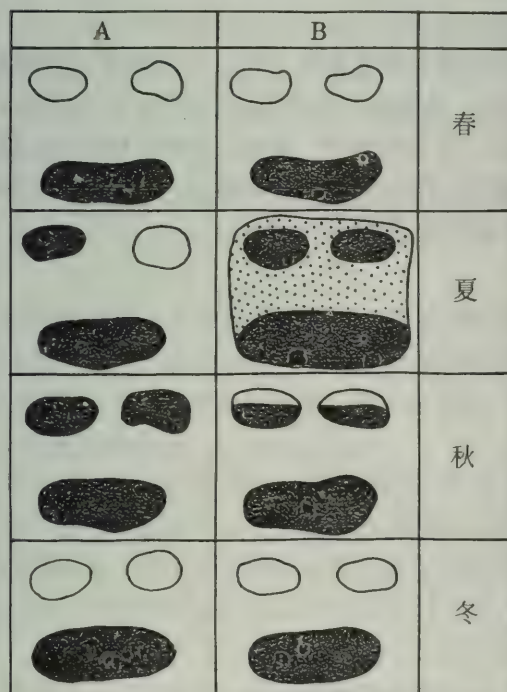


图 7 异质种群空间格局及季节动态特征

Kozakiewicz 等(1993)指出了异质种群空间格局的时间动态特征。在北方寒带或冻原带, 冬季通常造成种群局部灭绝, 自春季, 种群又逐渐得到再定居, 灭绝地区又被重新填满 (图 7)。这种收缩——扩张来回振荡的特点构成了异质种群的重要组分。

物质种群理论着重研究居群灭绝、再定居规律及异质种群的生存力, 这是近年来保护生物学研究重点的一个重要转移。岛屿生物学从群落水平上研究物种数的变化规律, 而异质种群理论则从种群水平上研究居群消失灭绝规律。前者着重格局 (Pattern), 后者强调过程 (Process)。二者既有区别, 又有相同之处。物种数目的变化最终还要取决于单个独立物种的灭绝或再定居。因此从种群水平上探讨物种灭绝规律对于理解群落的变化是至关重要的。

3.2 异质种群的生存力

Levin 首次组建了一个异质种群动态模型, 仅考虑到灭绝或再定居的作用。假定小居群数目无限, 那么

$$dp/dt = m \cdot p \cdot (1 - p) - e \cdot p$$

这里 p 是未灭绝的小居群比例, m 和 e 分别是再定居和灭绝率。当平衡时

$$p_0 = 1 - e/m$$

只有当 $m > e$ 时, 即当再定居速度大于灭绝率时, 异质种群才能持久生存。

当小居群数目 M 有限时, Nisbet 和 Gurney(1982) 给出了异质种群的平均寿命 T_M

为：

$$TM = TL \cdot \exp\{Q_0^2/[2 \cdot (M - Q_0)]\}$$

这里 TL 为小居群平均寿命， Q_0 是小居群平衡数量，并有 $Q_0 = M \cdot (1 - 1/m \cdot TL)$ 。于是

$$TM = TL \cdot \exp[M \cdot [m \cdot TL + 1/m \cdot TL - 2)/2]]。$$

这说明，随着斑块小居群数目的增加，异质种群生存力呈指数增长。例如，当 $M=20$ ， $Q_0=10$ 时， $TM>150 \cdot TL$ 。

Quinn 和 Hastings(1988)通过模型分析发现，当种群过分碎裂，小居群种群数量 Q_0 太小时，由于统计上的生灭随机性，异质种群将很快灭绝。一般认为，小居群数量不宜低于 20。随着小居群种群数量的增加，统计随机性的作用急剧减少。然而，环境随机性(Environmental stochasticity)，如食物短缺、火灾、疾病等将起着决定作用。它与统计随机性不同，同一居群内个体所受环境随机性的影响是相关的。但是，若不同居群之间相互独立，且居群个体数量又不是太小的话，这样的—个异质种群要比一个大居群具有更高的生存力。它能较有效地抵御疾病流行、区域气候突变等环境因素的毁灭性作用。灾害被局限在某一个或某些小居群内，以后通过其它居群个体的再定居得以恢复。据此，Quinn 和 Hastings(1988)对传统的岛屿生物学观点：即一个大保护区要比同等面积、分隔成若干个小保护区好，提出了挑战。这便是著名的 SLOSS 之争(Single Large Or Several Small?)。

Gilpin(1988)对 Quinn 和 Hastings 的模型作了较大修正。首先，Gilpin 认为自然界中，异质种群的各小居群之间并非是绝对独立的，而是有一定相关的。另外，Quinn 和 Hastings 还忽略了居群之间的相关性和迁移扩散力是相关联的。居群之间独立性越强，越能较好地对抗环境随机性带来的相关性灭绝的影响，但同时不利于再定居，这样对异质种群的生存力又会有不利的作用。这种双重性可以用图 8 来表示。

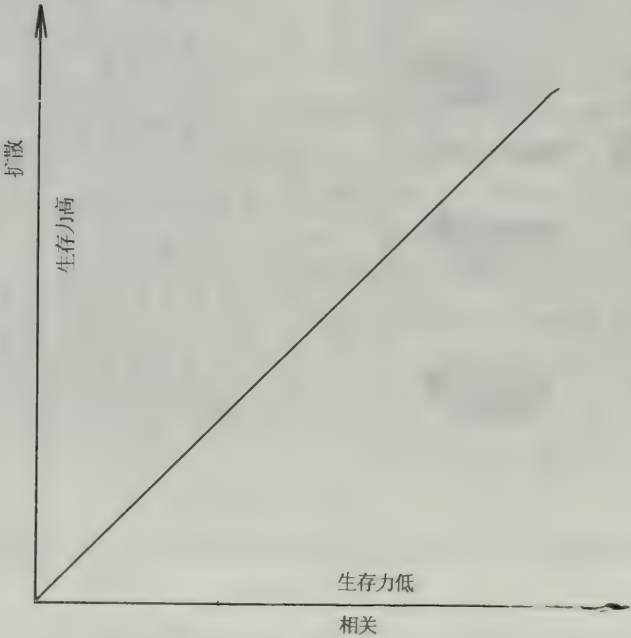


图 8 居群相关性和扩散力对异质种群生存力的双重作用

可见,隔离度对确定异质种群的生存力至关重要。过分的隔离会使居群之间孤立起来,无法实现扩散和再定居,不利持久生存;反之,居群之间相距太近,关联太强,相关性灭绝的概率就大,也不利于异质种群的生存。只有适度的隔离才有利于异质种群的长期生存。

种群在时空上的适度隔离和碎裂对增加异质种群的遗传多样性和适应生存力可能是有益的。由于小居群经常面临遗传漂变的作用和不同的选择压力,加之频繁的灭绝和再定居,整个异质种群的不同居群之间将会表现较高的遗传多样性。相反,一个较大的,均匀的种群,由于基因交流很多,自然选择的压力也很一致,种群的遗传多样性可能较低。Kozakiewicz 和 Konopka(1991)曾发现斑块森林中田鼠头骨的变异程度要比大块森林内高许多。但 Merriam 等(1989)在白足鼠的研究中并未发现这种遗传分化。可见,这种推论还有待更多的实验证明。

边缘效应也有利于异质种群的生存。适度的片段化,使得斑块居群单位面积接触到其它类型生境的机会增多了,它增加了居群个体觅食的机会及躲避自然灾害的能力。异质种群产生了更多交错带,因而有利于物种多样性的保护。

3.3 生物多样性保护的原则

异质种群理论在保护区设置原则上与传统的岛屿生物学理论所倡导的观点有很大不同。它认为建立若干个小保护区,要比建立与其面积之和相等的一个大保护区好。

一般认为,一个大的保护区能保护较多的物种。但是它在抵御环境性灾难时确实有它不利的方面。例如,一场火灾可能使保护区的大部分物种遭受灭顶之灾。如果是分散的若干小保护区,火灾的影响就不会波及全部。随着人类活动影响的日益加剧,这种考虑变得十分必要。

实际上,由于人类的干扰,栖息地片段化情况已成事实。在世界各地,建立一个大的完整的保护区已很困难。在这种情况下,异质种群理论在生物多样性保护上更具有现实意义。

将分散的栖息地碎片用走廊(Corridor)联络起来是异质种群理论在自然保护设计上所着重强调的。它巧妙地解决了相关性灭绝和扩散问题之间的矛盾。这样的设计既保护了居群之间的独立性,又能实现居群之间的再定居。

3.4 未来研究的重点

异质种群理论的很多结论都依赖理论模型分析和推测。尤其缺乏实验的证据。这是今后工作中应努力克服的。对小居群灭绝规律及再定居特征的研究应作为重点。这对确定居群之间隔离度,提高异质种群的生存持久力极为重要。

斑块小居群遗传多样性特征的研究对于探讨异质种群的生存力也很重要。如果能获得有利于异质种群的遗传证据,那么,异质种群理论在自然保护区设计上更具实践意义。遗传多样性研究中要同时注意居群个体数量对遗传多样性丧失的影响。

4 最小生存种群理论

4.1 最小生存种群的概念与背景

当种群过度碎裂和隔离后,每个居群的个体数量变得很小,且与其它居群孤立开来。这样,每个小居群的命运都是相互独立的。它的灭绝将是永久性的,即无法得到其它居群个体的再定居。当所有其它居群相继灭绝后,只剩下一个小居群时,物种恐怕难逃灭绝的

厄运。象我国的东北虎、华南虎、朱鹮等濒危动物就是这样的例子。

种群一旦变得太小,原来大种群动态研究中忽略的随机因素现在突然起着重要、甚至决定作用。这些随机因素包括统计随机性(Demographic stochasticity),环境随机性(Environmental stochasticity)、遗传随机性(Genetic stochasticity)及灾害随机性(Catastrophic stochasticity)。统计随机性主要指生死过程的随机性。例如,某种群死亡率为 0.5,那么 n 个个体同时灭绝的概率为 0.5^n 。当 n 太小时,仅由于死亡的随机性便可导致小种群在短期内灭绝。若再考虑到出生的随机性,小种群灭绝的机会还要增大。环境随机性是指环境因素如食物、降水、温度等随机扰动,其特点是对种群所有个体都发生作用。遗传随机性指由于近亲繁殖、遗传漂变等作用导致遗传多样性的丧失,降低了物种的适合度(Fitness)。灾害随机性是指较大范围和强度的自然灾害如洪涝、干旱、火灾等,常导致大部分个体突然死亡。需要指出的是,这四种随机因素是同时作用小种群的。由于这些因素的作用,小种群时常面临灭绝的危险。

一个小种群,它究竟能生存多久?这便是近年来保护生物学新兴的一门分支学科——种群生存力分析(Population viability analysis,简称 PVA)要研究的问题。同样的,要想保持一个物种生存下来,最小生存种群(Minimum viable population,简称 MVP)应该多大?最小生存面积(Minimum viable area 简称 MVA)是多少?

MVP 的概念虽然可以追溯到早期的生态学思想,但事实上是近几年在保护生物学中发展和产生的。它是指种群为了保持长期生存持久力(Longterm persistence)和适应力(Adaption)应具有的最小种群数量。长期生存力指种群具有不受统计随机性、环境随机性、遗传随机性及灾害随机性影响的能力。适应力指种群能保持一定的活力、生育力和遗传多样性,以适应自然界的变化。从理论上讲,物种是有生有灭的,无限期的生存是不可能的。通常用特定时间内生存的概率来描述 MVP。物种以 95% 概率生存 100 年或 1000 年所需的最小种群数量即为该物种的 MVP。与 MVP 平行的一个概念是最小生存面积(MVA)。它是维持 MVP 所需的生存空间,与物种类群有关。

4.2 种群生存力分析

4.2.1 统计随机性模型

对于一个小种群,首先面临的是统计随机因素的作用。Feller(1939)最早构建了生与死(Birth and death)的过程模型。在此基础之上,Richter-Dyn 和 Goel(1972)提出了种群数量为 N 的灭绝时间公式:

$$T(N) = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{1}{y d(y)} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{b(z)}{d(z)}$$

这里 $b(z)$ 是当种群数量为 z 时的相对出生率, $d(z)$ 为相对死亡率, N_m 为最大数量。

Richter-Dyn 和 Goel 模型仅考虑了个体生与死的统计随机性,其特点是当 N_m 增加时, $T(N)$ 增加极快,呈指数增长。即使一个较小的种群,其生存时间也十分长。

4.2.2 环境随机模型

Goodman(1987)指出,仅考虑统计随机性是不切合实际的。环境随机波动对生一死过程影响更大。据此,Goodman 引入种群平均相对增长率和变差,构建如下模型:

$$T(N) = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{2}{y[yV(y) - r(z)]} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{V(z)z + r(z)}{V(z)z - r(z)}$$

这里 $r(z)$, $V(z)$ 分别为种群大小为 z 时的平均相对增长率及其方差。

Goodman 模型表现为 $T(N)$ 随 N_m 增加的幅度要小得多, 大约呈直线。这说明, 为了对付环境波动的影响, 所需的 MVP 要比仅对付统计随机性 MVP 大得多。

Roughgarden(1979)曾指出, 只有当方差 $V > 2r$ 时, 种群才会面临灭绝。否则, 种群会趋于环境容纳量。Belovsky(1987)估计 V 在 $1.43 \sim 7.32r$ 之间, 与 $V > 2r$ 的假设十分吻合。据此, Belovsky 估算了不同兽类物种生存 100 年和 1000 年 ($p > 0.95$) 所需要的 MVP 及 MVA(图 9), 其主要结论是由于小型兽类 r 和 V 均较大, 所需 MVP 较大; 相反, 大中型兽 MVP 较之小些。但由于动物个体越小, 其生存所需面积也越小, 因而, 其 MVA 较小; 大中型兽 MVA 却较大。

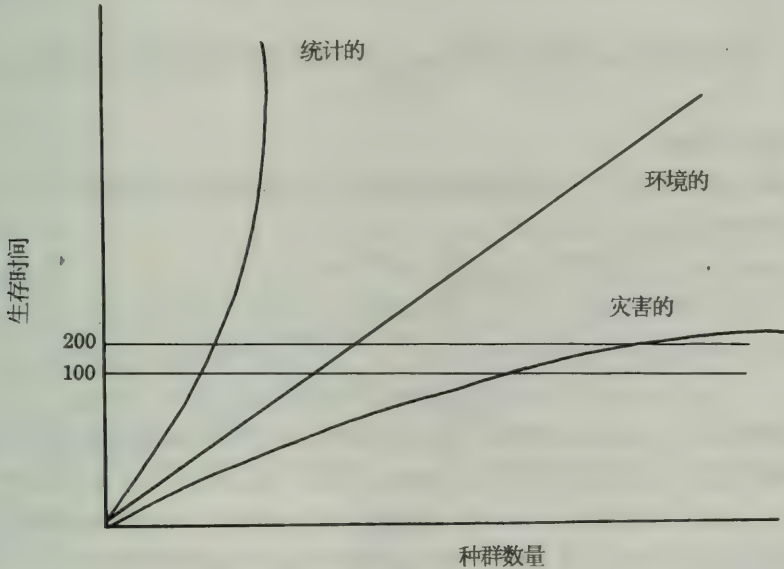


图 9 不同兽类的 MVP 和 MVA 的估算值

4.2.3 遗传随机模型

对于一个数量为 N 的二倍体种群, 设 A_1, A_2 为一个特定基因位点 A 的两个等位基因。在世代 t 时任取两个基因, 设 P_t 为杂合体的概率。如果 A_1 基因有 X 个, 那么, A_2 基因有 $2N - X$ 个则:

$$P_t = X \cdot (2 \cdot N - X) / [2 \cdot N \cdot (2 \cdot N - 1)]$$

$$P_{t+1} = [1 - 1/(2 \cdot N)] \cdot P_t$$

这便是著名的 Wright—Fisher 模型。

该模型表明种群杂合度(Heterozygosity)每代以 $1/(2 \cdot N)$ 的速率降低。种群 N 越小, 种群遗传多样性丧失的速率就越大。

设 $g = 1 - 1/(2 \cdot N_e)$, N_e 为满足 g 的有效种群大小, 则:

$$N_e = 1/[2 \cdot (1 - g)]$$

考虑到性比的作用,有:

$$g = 1 - (N_1 + N_2)/(8 \cdot N_1 \cdot N_2)$$

这里, N_1 为雄性个体数, N_2 为雌性个体数。这样有效种群大小与实际种群大小的关系为:

$$N_e = \frac{4 \cdot N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2}$$

当 $N_1 = N_2$ 时,有效种群与实际种群大小一样。

如果每代可允许遗传损失为 0.1%~1%,且性比为 1:1,则 N_e 应为 50~500 只。由于这样的遗传多样性损失率刚好大致与突变率相等,所以要想保持物种的遗传多样性, MVP 应为 50~500 只。若考虑到性比的作用, MVP 还要大。设性比为 1:10, MVP 应为 182~1820 只。

若再进一步考虑到年龄结构、世代重叠、环境波动等因素的影响,模型还需进一步改进。

4.2.4 灾变随机性模型

Ewens 等(1987)提出了一组模型描述种群大小对灾害的反应及生存力:

$$t_0 = a_i - b_i \cdot \ln(-\ln p_0)$$

$$a_i = u_i - 0.57726 \cdot b_i$$

$$b_i = 0.7797 \cdot q$$

$$u_i = (\ln i) / (a - b - r \cdot \ln p)$$

$$q_i^2 = (\ln i) \cdot [r \cdot (\ln p)^2] / (a - b - r \cdot \ln p)^3$$

其中,基本参数 a 、 b 、 r 、 p 分别为种群个体出生概率、死亡概率、灾害概率和个体经历灾害存活率。 i 为种群大小, t_0 为灭绝时间, P_0 为概率。例如,若 a 、 b 、 r 、 p 、 i 、 p_1 分别为 0.24、0.20、0.1、0.5、1000、0.95,则求得 $t_0 = 450$ 年。它的生态学意义是:450 年后种群灭绝的概率为 95%。如果令 $i = 3000$,则 $t_0 = 504$ 年。这个结果说明,由于灾害随机性的作用。种群灭绝时间随种群大小的增加变化不大,它基本与种群呈对数关系。可见,为应付灾害随机性, MVP 需要很大。

上述四种情况下,种群生存力与种群大小的关系可归纳如图 10。在统计随机因素作用下, $T(N)$ 与 N 呈指数关系,所以其最小生存种群 MVP 较小;在环境随机因素作用下, $T(N)$ 与 N 呈直线关系,最小生存种群 MVP 要大些;在遗传随机因素作用下,满足保持遗传多样性的最小生存种群 MVP 至少在 50~500 只之间。通常,一个种群遗传多样性丧失累积达 40%~50%时,种群便难以生存。如果要考虑到物种大尺度上的进化适应力,以确保长期生存。50~500 只可能是不够的。为应付灾害随机性,所需 MVP 更大。

4.3 对于生物多样性保护的意义

MVP 对于划分物种保护等级,确定物种保护优先权具有明显的重要意义。目前现存的物种保护等级如濒危、渐危等划分还缺乏科学依据。MVP 无疑具有指导意义。

MVP 对于确定保护区面积也有参考价值。由于许多保护区的主要任务之一是保护稀有、濒危物种。所以了解这些物种的 MVP 是必须的。有了 MVP,很容易得到 MVA,即最小生存面积。为保护这些珍稀濒危物种,保护区的面积不应小于 MVA。

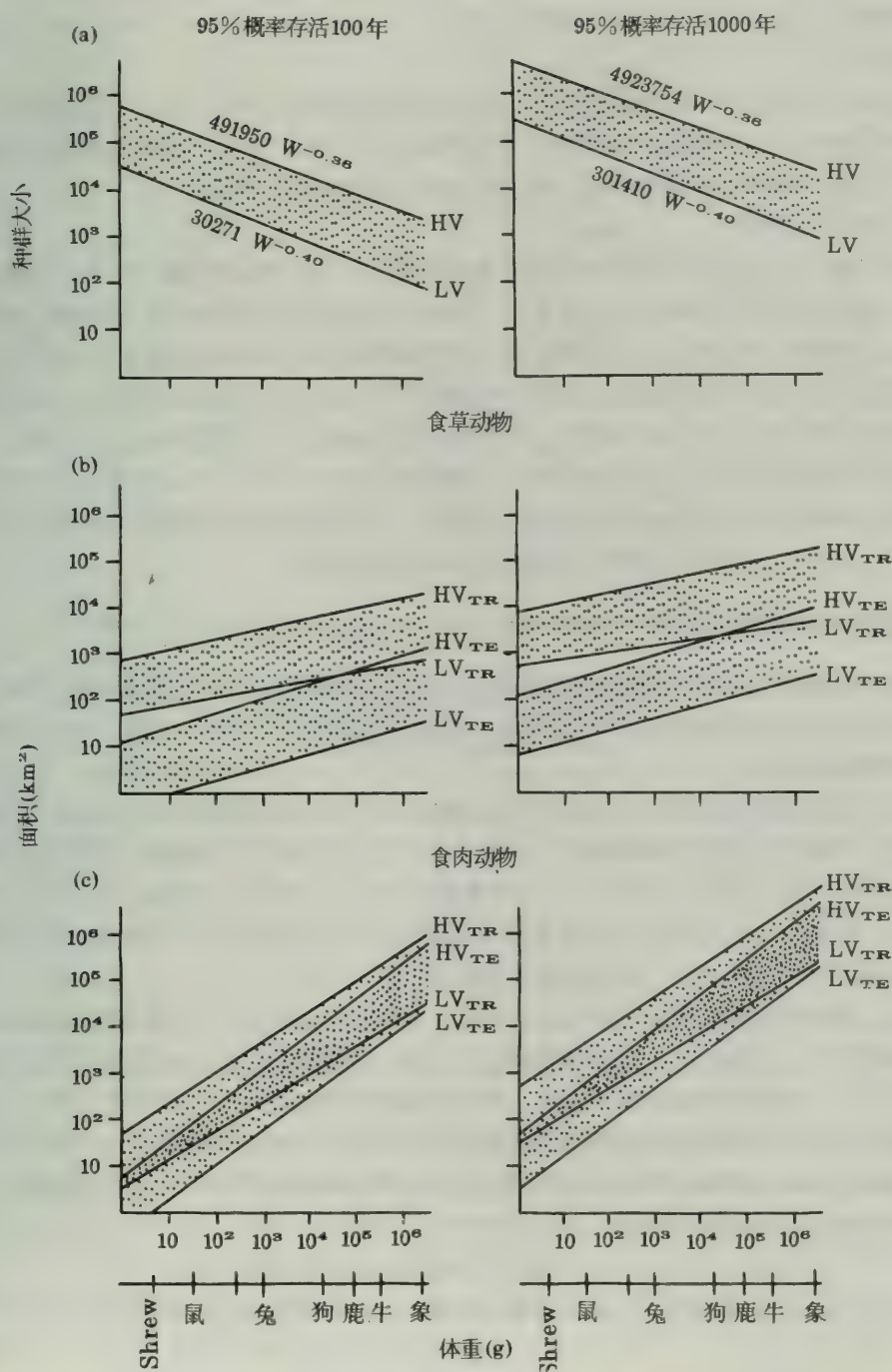


图 10 种群生存力与种群大小和面积关系
HT: 最高; LV: 最低; TR: 热带; TE: 温带

Belovsky(1987)根据兽类的 MVA 估算结果,指出世界上仅有 0%~22%的公园或保护区可以保证 10~100 公斤的大型食肉兽生存 100 年;对于较大的食草动物,大约 4%~100%的保护区可以保证它们存活 100 年。但仅有 0%~22%保证它们存活 1000 年。对于较大的兽类(>50 公斤),要想生存较长时间(105~106 年),则 106~109 平方公里的生存面积是必需的。

Belovsky 对兽类 MVA 的结论进一步说明了栖息地损失和片段化,大型动物比小型动物更易遭受灭绝。这个推论在物种保护中应特别予以重视。事实上也的确如此,全世界范围内大型动物大都面临灭绝的困境。对大型动物的拯救要作为重点。

4.4 未来研究的重点

上述四种 MVP 的估计仍然较多地依赖模型推理,缺乏实际数据。对于环境随机因素的作用,需要实际估计种群 r 及其方差 v 。同样,灾害模型中参数的估算也需要实际例子的支持。在自然情况下或依据历史观测数据,获得灾害频率与强度的数据并非不可能。

对目前许多类群的珍稀濒危物种来讲,遗传多样性的丧失是难以控制的。及时监测自然种群遗传多样性的动态及消失规律,对制定种群迁地保护与复壮计划十分必要。

利用小型动物,研究人为控制条件下小种群的生存力是可行的,也是十分有意义的。由于研究自然状况下大型稀有濒危物种十分困难。小型动物已普遍受到保护生物学家的重视和注意。他们对于研究小种群灭绝机制有重要参考价值。

5 系统胁迫与最大持续产量

当某种因素持久且较大地影响种群的生育力或存活率时,称之为系统胁迫作用。如果系统胁迫过强,超过种群的最大增长率时,种群会走向灭亡;否则会形成一种低于原来种群水平的新平衡点。

图 11 比较清楚地说明了这种胁迫作用。假定系统胁迫作用与种群大小无关。当胁迫作用使种群生育率降低或死亡率增加时,种群会在 K' 处形成新的平衡数量,低于原平衡数量 K ;若同时对生育力或死亡率起作用,新平衡点会在 K'' ,甚至比 K' 还要小。当胁迫作用逐渐增加时,种群有可能在 MVP 附近或更低的数量上形成平衡点,并可能经常面临灭绝的危险。如果胁迫作用太大时,种群会迅速走向消亡。

通常,系统胁迫随物种变小而变小。例如,当种群过分稀少时,狩猎强度迅速降低。所以在这种情况下,系统胁迫一般导致种群变小为止。有些因素如污染可能不一样。无论种群是大还是小,有害作用是持续产生的,除非种群能产生抗性。

也可以用一简单模型来反应系统胁迫的作用。设 $N_{t+1} = N_t \cdot L \cdot (1-s)$, 这里 N_t , N_{t+1} 分别是 t , $t+1$ 时刻种群数量, L 为种群周限增长率最大 L 为 L_m , s 为胁迫强度,且 $0 < s < 1$ 。平衡时, $N_t = N_{t+1}$, 即:

$$L \cdot (1 - s) = 1$$

因 $L = \exp[r_m \cdot (1-h)]$, 这里 r_m 为内禀增长率, h 为环境容纳量 K 的倍数。且 $0 < h < 1$, 求得:

$$h = 1 + \frac{\ln(1-s)}{r_m}$$

它说明,随着胁迫作用 s 越大,新的平衡点越小。当 h 接近零时,即 $s \geq 1 - 1/L_m$ 时,种群

必定走向灭亡。这时的 s 值称胁迫临界系数 s_0 。现以兽类为例,说明临界胁迫值 s_0 的大小(表 1):

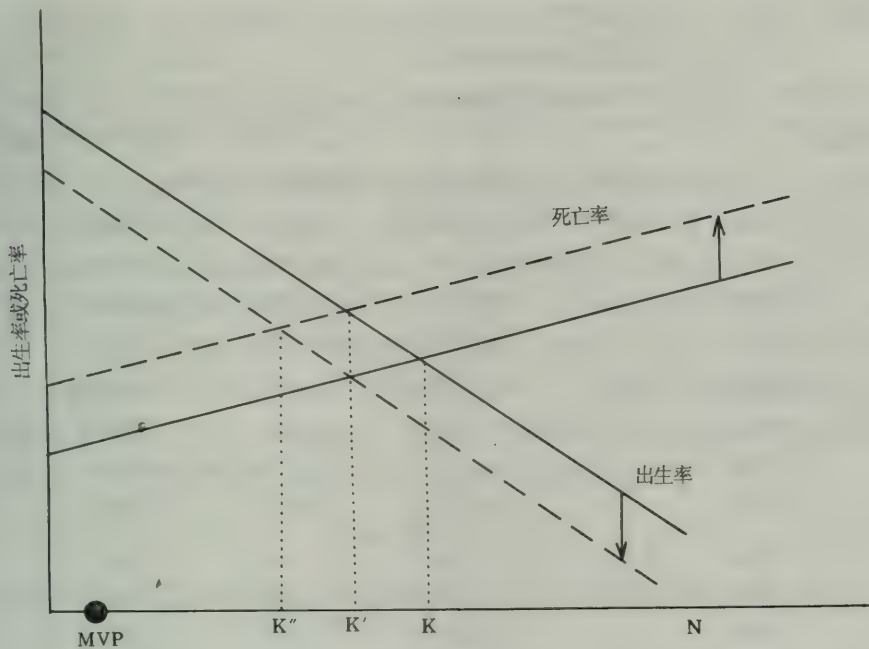


图 11 系统胁迫对种群大小的作用

表 1 兽类的系统胁迫临界系数 s_0

类群	体重	r_m *	L_m * *	s_0
鼯 (shrew)	1	18.0	6.6×10^8	1.0000
鼠 (rodent)	10	7.9	2697.28	0.9996
	10^2	3.4	29.96	0.9666
兔 (rabbit)	10^3	1.5	4.48	0.7769
鹿 (deer)	10^4	0.7	2.01	0.5034
角牛 (elk)	10^5	0.3	1.35	0.2592
象 (elephant)	10^6	0.1	1.11	0.0952

* : r_m 为年内禀增长率; * * : $L_m = \exp(r_m)$ 。

表 1 中的 s_0 值的估算结果是十分重要的。它说明,大型动物最脆弱。例如,对于 100 公斤以上的兽类,0.1~0.3 的系统胁迫作用足以使种群走向灭绝。小型动物对抗系统胁迫的能力极强。例如,对于 100 克以下的动物,要想使其灭绝,年胁迫作用必须在 0.97 以上! 这从另一方面也说明了为什么有害动物如鼠类难以根除。

具有经济意义的捕捞业以及对生物的狩猎和开采则是另一种系统胁迫。但是,盲目和过度地利用,不仅影响产量,而且有可能导致物种灭绝。

获取最大持续产量(Maximum sustainable yield, 简称 MSY)是持续利用和开发生物资源的一种比较明智也是唯一的选择。从种群生态学出发,种群密度过高时,不利于种群产生新的个体。只有在适当数量时,种群的生长率最大。这时的 MSY 才最大。

设: $dN/dt = r_m \cdot N \cdot (1 - N/K)$, 若使 dN/dt 最大, 对其求导得:

$$(dN/dt)' = [r_m \cdot N \cdot (1 - N/K)]'$$

当 $(dN/dt)' = 0$, 即 $N = K/2$ 时可得 MSY , 且:

$$MSY = r_m \cdot (K/2) \cdot (1 - 1/2)$$

$$= r_m \cdot K/4$$

表 2 兽类的 MSY 及 N_{msy}

体重类群 *		r_m	K	MSY	N_{msy}	MSY * *
(g)		(No/yr)	(No/km ²)	(No/km ²)	(No/km ²)	(kg)
1	TRH	18.0	648.0	2 916.0	324.0	2.9
	TRC		10 918.9	49 135.1	5 459.5	49.1
	TEH		44 693.7	201 121.7	22 346.9	201.1
	TEC		95 478.7	429 654.2	47 739.4	430.0
10	TRH	7.9	174.4	344.4	87.2	3.4
	TRC		1 042.7	2 059.3	521.4	20.6
	TEH		9 777.9	19 311.4	4 889.0	193.1
	TEC		6 916.8	13 660.7	3 458.4	136.6
10 ²	TRH	3.4	46.9	39.9	23.5	4.0
	TRC		99.6	84.7	49.8	8.5
	TEH		2 139.2	1 818.3	1 069.6	181.8
	TEC		501.1	425.9	250.6	42.6
10 ³	TRH	1.5	12.6	4.7	6.3	4.7
	TRC		9.5	3.6	4.8	3.6
	TEH		468.0	175.5	234.0	175.5
	TEC		36.3	13.6	18.2	
10 ⁴	TRH	0.7	3.4	0.6	1.7	6.0
	TRC		0.9	0.2	0.5	1.6
	TEH		102.4	17.9	51.2	179.2
	TEC		2.6	0.5	1.3	4.6
10 ⁵	TRH	0.3	0.9	0.1	0.5	6.8
	TRC		0.1	0.01	0.1	0.8
	TEH		22.4	1.7	11.2	168.0
	TEC		0.2	0.02	0.1	1.5
10 ⁶	TRH	0.1	0.2	0.01	0.1	5.0
	TRC		0.01	0.00	0.0	0.3
	TEH		4.9	0.1	2.5	122.5
	TEC		0.01	0.00	0.0	0.3

* : TRH, 热带食草动物(Tropical herbivores); TRC, 热带食肉动物 (Tropical carnivores); TEH, 温带食草动物(Temperate herbivores); TEC, 温带食肉动物(Temperate carnivores); * * : 最大持续生物量(Kg) (Maximum sustainable yield in weight)

这时的 N 为 N_{msy} 。也就是说,当种群保持在 $K/2$ 时,才有最大持续产量 $r_m \cdot K/4$ 。

对于兽类的 r_m , Caughley 和 Krebs(1983)曾作过估计。对于兽类的环境容纳量 K , Peters 和 Raelson (1984) 也作了估算。据此我们将兽类的 MSY , N_{msy} 列于表 2。

表 2 结果说明,在自然状况下,对于超过 10 公斤重的大型兽类,仅温带的食草动物具有较大的狩猎价值。除非附加人工投入,其它动物种群的经济意义并不明显。

若考虑热带所有种类的总狩猎价值。表 2 的结果还需用种数来校正。通常热带的种数较温带丰富,大约为其 2~5 倍。

表 1 和表 2 的一些数据在生物多样性保护上具有十分重要的指导意义。如果不尊重科学,一味无节制地滥捕滥猎,乱挖乱采,资源将会枯竭,物种将会灭绝。这些结论,为持续利用生物资源提供了较为定量的参考数据,在野生生物保护和持续利用上具有实践意义。

目前,对生物资源持续利用的研究仍然十分薄弱,急需在实践中加以完善。渔业生产上已积累了不少经验,丰富了最大持续产量的理论。一些结论也用于其它生物资源的管理。

污染对生物的系统胁迫作用研究还是个薄弱环节。今后的工作要着重研究主要污染物对某些关键类群生育力及死亡率的影响。这对于正确估价污染对生物多样性的影响具有十分重要的意义。许多稀有物种生存力退化可能与污染密切相关。

参 考 文 献

- 世界资源研究所等. 1992. 中国科学院生物多样性委员会译. 1993. 全球生物多样性策略. 北京: 中国标准出版社
- Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 35—57
- Boorman, S. A. and P. R. Levitt. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. *Theor. Popul. Biol.*, 4: 85—128
- Buckley, R. 1982. The habitat—unit model of island biogeography. *Journal of Biogeography*, 9: 339—344
- Caughley, G. and C. J. Krebs. 1983. Are big mammals simply little mammals writ large? *Oecologia*, 59: 7—17
- Diamond, J. M. et al. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. in R. M. May (ed.). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Blackwell, 163—186
- Dunn, C. P. and C. Loehle. 1988. Species—area parameter estimation: testing the null model of lack of relationship. *Journal of Biogeography*, 15: 721—728
- Ewens, W. J., P. J. Brockwell, J. M. Gani and S. I. Resnick. 1987. Minimum viable population size in the presence of catastrophes. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 60—68
- Feller, W. 1939. Die Grundlagen der Volterraschen Theorie des Kampfes ums dasein in wahrscheinlichkeitstheoretischer Behandlung. *Acta Biotheoretica*, 5: 11—40
- Gilpin, M. E. 1988. A comment on Quinn and Hastings: extinction in subdivided habitats. *Conservation Biology*, 2: 290—292
- Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. In Soule, M. E. *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 11—34
- Gorman, M. L. 1979. *Island Ecology*. London: Chapman and Hall

- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *TREE*, 4(4):113–114
- Hanski, I. and M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 3–16
- Kozakiewicz, M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers— the effect on small mammal population and communities. *Acta Theriologica*, 38(1):1–30
- Kozakiewicz, M. and J. Konopka. 1991. Effect of habitat isolation on epigenetic divergence of the bank vole population. *Acta Theriol.* , 36:363–367
- Levenson, J. B. 1981. Woodlots as biogeographic island in southeastern Wisconsin. In R. L. Burgers and D. M. Shape (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. New York: Springer, 13–39
- Levins, R. 1970. Extinction. In M. Gerstenhaber (ed.) . *Some Mathematical Questions in Biology*. Provenance, R. I. : Amer. Math. Soc. , 77–107
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press
- Merriam, G. 1988. Landscape dynamics in farmland. *TREE*, 3:16–20
- Merriam, G. , M. Kozakiewicz, E. Tsuchiya and K. Hawley. 1989. Barriers as boundaries for metapopulation and demes of *Peromyscus leucopus* in farm landscapes. *Landscape Ecol.* , 2:227–235
- Nisbet, R. M. and Gurney, W. S. C. 1982. *Modelling Fluctuating Population*. John Wiley and Sons
- Peters, R. H. and J. V. Raelson. 1984. Relations between individual size and mammalian population density. *Am. Nat.* , 124:498–517
- Richter-Dyn, N. and N. S. Goel. 1972. On the extinction of a colonizing species. *Theor. Pop. Biol.* , 3: 406–423
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: MacMillan Publishing Co.
- Usher, M. B. 1986. Wildlife conservation evaluation attributes, criteria and values. In M. B. Usher (ed.). *Wildlife Conservation Evaluation*. London: Chapman and Hall, 3–44
- Weaver, M. and Kellman, M. 1981. The effects of forest fragmentation and woodlot tree biotas in south Ontario. *Journal of Biogeography*, 8:199–210
- Westman, W. E. 1983. Island biogeography studies on xeric shrublands of Inner Channel Islands, California. *Journal of Biogeography*, 10:97–118
- William, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academia Sinica, N. Y.
- Zhuge, Y. , J. Shiren, W. Zhong and F. Guowei. 1985. Geographical ecology of mammals and birds on the islands of Zhejiang Province. In T. Kawamichi (ed.). *Contemporary Mammalogy in China and Japan*. The Mammalogical Society of Japan, 39–43

第四章 Meta—种群的理论与实践

陶毅 王祖望

1 引言

在本世纪 70 年代以前,生物地理学家和生态学家就已广泛地注意到生境在时间和空间上的异质性作用将会对种群动态、群落结构以及物种多样性(Species diversity)和种群内的遗传多态性(Genetical polymorphism)产生重要的影响。在生境的空间异质性理论中有一个十分重要的分支就是在 60 年代末由著名生态学家 Levins 所发展起来的 Meta—种群(Metapopulation)理论。

在这里需要指出的是关于 Metapopulation 一词在国内已有几种不同的译法,例如异质种群、超种群、组合种群以及复合种群等等。虽然这些译法都有一定的道理,但又都不甚准确,而且也容易产生语义学上的误解。为保证能正确地理解和使用 Metapopulation 的概念,笔者建议将 Metapopulation 一词直接译为 Meta—种群。

生态学家早已注意到由于各种各样的原因而导致了生物种群栖息地的破碎化,从而形成了一个在空间上具有一定距离的生境斑块(Habitat patch)。同时也正是因为栖息地的破碎化而使得一个较大的生物种群被分割成为许多小的局部种群(Local population)。由于破碎化的栖息地生境的随机变化,致使那些被分割的小的局部种群随时都有可能发生随机的灭绝,但同时又由于个体在破碎化的栖息地,或者说是在生境斑块之间的迁移作用,又使得在那些还没有被占据的生境斑块内有可能建立起新的局部种群。在一般意义上讲 Meta—种群理论就是研究上述过程的生态学理论。

Meta—种群一词在生态学文献中的出现是在 1969 年以后。一般说来 Meta—种群的概念所描述的是在斑块生境中,在空间上具有一定的距离,但彼此间通过扩散个体相互联系在一起的许多小种群或局部种群的集合,一般也称为一个种群的种群(A population of populations),它是种群的概念在一个更高层次上的抽象或者是概括。1969 年 Levins 首先将 Meta—种群一词引入了生态学,他构造了一个简单的 Meta—种群的理论模型,并确定了 Meta—种群动态的基本性质。在 Levins 关于 Meta—种群理论的早期的一系列有远见的论文中,他的研究工作涉及到单种 Meta—种群的动态性质,最优的害虫防治对策(Levins, 1969)、群体选择(Groupselection)(Levins, 1970)以及种间竞争(Interspecific competition)(Levins 等, 1971)等问题。

就 Meta—种群的动态性质而言,Levins 所强调的是是一个 Meta—种群随着时间的变化所表现出的行为。如同在种群生态学中将种群定义为在一个有限的时间内具有相互作用的同种个体的集合一样,在 Meta—种群理论中,一个 Meta—种群可以被看作是一个在有限时间内具有相互作用的局部种群的集合。在这里所谓有限时间是指因为每一个局部种群都有可能随机灭绝,因而特定局部种群之间的相互作用或联系在时间上总是有限的。按照

Levins 的观点, Meta—种群的概念应该总是与局部种群的灭绝和新的局部种群的建立这两个最基本的过程紧密地联系在一起。Meta—种群动态的研究从根本上讲也就是研究这两个最基本的过程之间的平衡条件以及这种平衡对 Meta—种群的影响。

在本文中, 我们的目的是简要地概括 Meta—种群理论的发展历史以及最关键的理论框架。我们将着重介绍由 Levins 所发展的 Meta—种群的基本模型, 以及 Hanski 等人 (1991) 对 Meta—种群动态中的关键因素和基本术语的定义和分类。另外我们也将介绍单种和多种 Meta—种群的研究类型, 以及 Meta—种群理论与岛屿生物地理学的平衡理论和斑块生境 (Patchy environment) 中的其它种群动态理论之间的关系。最后我们将介绍 Meta—种群理论的实际应用, 并特别强调 Meta—种群理论与景观生态学 (Landscape ecology) 和保护生物学 (Conservation biology) 之间的联系。

2 Meta—种群的基本模型

正象 Hanski 等 (1991) 所指出那样, 如果我们回过头来看 Levins 在 1969 年最初的工作, 那么我们必须要考虑这样一个问题, 即 Levins 是否真的提出了一个新的概念, 或者他仅仅是换了个提法而已, 而实际上这个概念早已经被使用过了。在 1969 年以前, 很多生物学家都已看到了局部种群的灭绝和空的斑块生境 (Vacant habitat patches) 被重新占据的问题。早在 1940 年 Wright 就敏锐地认识到斑块种群结构 (Patchy population structure) 所可能包含着的进化意义。1954 年 Andrewartha 和 Birch 在他们所著的那本里程碑式的生态学教科书中就极力倡导应该重视这样一类种群动态, 即局部种群的频繁灭绝和新的局部种群不断建立的动态过程。显然 Andrewartha 和 Birch 所指的这类种群动态就是我们今天所说的 Meta—种群动态。然而, 在这之后的十几年中, 这一观点在有关种群动态的主流文献中只有很小的发展。按照 Hanski 等 (1991) 的看法, 这部分的原因或许是因为当时在生态学中正在进行关于种群动态是密度制约的 (Density—dependent) 还是非密度制约的 (Density—Independent) 激烈争论, 因而 Andrewartha 和 Birch 的工作并没有引起学术界的足够重视。在 Levins 关于 Meta—种群理论的第一篇论文被发表的两年前, 即 1967 年, MacArthur 和 Wilson 出版了他们的著名专著 "The Theory of Island Biology", 这一理论阐明了在岛屿上物种的灭绝和侵入过程, 以及岛屿物种多样性的变化机制。1968 年 Den Boer 在他的那篇被广泛引用的论文中提出了所谓 "冒险的扩散" (Spreading of risk) 的观点, 这一观点想要说明的问题显然是具有不稳定局部种群的种的 Meta—种群调节。在 60 年代末, Ehrlich 和 Raven (1969) 在 Science 上发表文章, 呼吁学术界应重新关注种群过程。

尽管在早期的研究中, 学术界已注意到局部种群的灭绝和空的生境斑块被重新侵入的问题, 但是 Levins 还是从一个全新的角度上重新研究了这一问题, 并为 Meta—种群理论的发展奠定了坚实的理论基础。Levins 首先区别了单种种群动态与一个局部种群的集合的动态之间的不同。他引入了一个变量 $P(t)$ 去描述一个由许多局部种群所构成的集合的状态, 即一个 Meta—种群的状态。在 Levins 的模型中, $P(t)$ 被定义为在时间 t 已被一个种所占据的生境斑块的数量与总的生境斑块的数量之比, 也可以叫做已被一个种所占据的生境斑块的比例, 并且一个 Meta—种群在 t 时刻的大小也是以 $P(t)$ 作为测度的。Levins 将与一个 Meta—种群动态有关的个体和种群过程都浓缩在两个关键的参数 e 和 m 之中, 在这里 e 被定义为局部种群的灭绝率 (Rate of extinction), 而 m 则是一个与扩散个体能够成功地

侵入空的斑块生境有关的参数。作为一种最简单的情形,或者是一种极端的情形,Levins 构造了一个关于 Meta-种群动态的基本方程,并确定了方程的稳定平衡条件。Levins 的模型是

$$dp/dt = mp(1 - p) - ep \quad (1)$$

很容易看到这个方程的平衡值为

$$p = 1 - e/m$$

这个模型就是目前被国际生态学界所广泛接受的有关 Meta-种群理论的最经典的模型,它描述了一个最简单的 Meta-种群随时间的变化动态。从性质上讲,这个模型类似于在种群生态学中描述一个局部种群增长的 Logistic 模型。的确很容易看到 Levins 模型与 Logistic 模型在结构上是完全相似的。因为方程(1)可以被改写为另一个完全等价的形式,即

$$\frac{dp}{dt} = (m - e)p(1 - \frac{p}{1 - e/m}) \quad (2)$$

在这里差值 $(m - e)$ 可以被认为是一个充分小的 Meta-种群的增长率[即 $P(t)$ 是充分小的], $1 - e/m$ 可以被看作是与 Logistic 模型中的“环境容量”(Carrying capacity)等价的值,并且如果 $m > e$, 则 $1 - e/m$ 必定是 $P(t)$ 的稳定平衡值。

正象 Hanski 等(1991)所指出的那样,无论是作为一个概念性的模型,还是作为一个数学的工具,Levins 模型在种群生态学中不仅是一个有价值的新模型,而且也是为在这一领域内进行进一步的数量研究迈出的最重要的第一步。

3 Levins 模型的背景

现在一般认为至少有两个原因促使 Levins 建立了 Meta-种群动态的基本模型。首先是大范围内的害虫控制问题。一般说来如果害虫发生的面积很大,则每一个局部种群的动态不可能是同步的。Levins 对这一问题的研究得到的最主要的结果之一是关于种群的多度(Abundance)[在这里种的多度是以 $P(t)$ 值的大小作为测度的]将随着局部种群灭绝率的瞬间变异(Temporal variance)的增加而减小的认识。Levins 建议一个害虫的防治措施应当在一个充分大的区域内同步地使用。非常不幸的是 Meta-种群动态的这一非常有趣的性质被人们忽略了 20 多年,直到 1980 年以后人们才开始重新对 Meta-种群发生兴趣,并且许多工作都是在“相关环境随机性”(Correlated environmental stochasticity)这样一个红色的标题下开始考虑同一个问题。同时 Meta-种群理论在保护生物学中的应用也被放到了一个很重要的位置(Quinn 等, 1987; Gilpin, 1988, 1990; Harrison 等, 1989; Hanski, 1989, 1991)。

促使 Levins 去发展 Meta-种群的概念以及相应的数学模型的另一个重要的理论原因是利他特征(Altruistic traits)或利他行为(Altruistic behavior)的群体选择。按照 Hanski 等(1991)的观点,除非有这样一个模型,它能够描述局部种群的灭绝和新的局部种群的建立之间的平衡,否则要想知道在这个过程中的遗传学意义是不可能的。Levins(1970)想要知道是否存在这样的基因,它在一个单一的小种群内是有可能被保存下来的,但是在一个由扩散个体将许多的小种群联系在一起的大系统内却是有可能被有效地保存下来的,或者说是在一个 Meta-种群中能够被有效地保存下来。在若干年以后, Gilpin(1975)通过对一个捕食-被捕食的 Meta-种群的非线性动态的研究表明在 Levins 所设定的条件下,群体选择

是可能的。

关于利他行为进化问题的争论直至目前也没有最后的定论,有很多的模型都能够解释同一个现象。但是可以注意到在众多的关于利他行为的模型中,很少有考虑种群空间结构的,并且这些模型都是建立在一些特定的利他行为基础之上的,例如这些利他行为一般都直接涉及到家系(Kin),或者具有这些利他行为的个体已经有先决的正相互作用(Hamilton, 1964; Trivors, 1971)。但是也有两个模型假定了种群的斑块空间结构,而且这类模型所提出的一些观点都涉及到了 Levins 的 Meta- 种群的概念。Boorman 和 Levitt(1973)的模型假定存在一个很大的中心种群,这个中心种群不会灭绝,并且在这个中心种群周围存在着很多的局部小种群。在这些局部的小种群中,利他基因会受到局部小种群的灭绝概率的影响,但同时具有利他基因的个体总是在中心种群和局部种群之间不断地迁移,因此使得利他基因有可能被有效地保存下来。严格地讲,这类由中心种群和局部种群所构成的 Meta- 种群应当被看作是典型的岛屿生物地理学的问题。

另一个保持利他行为的重要模型是由 Wilson(1975, 1980) 提出的。他利用一个斑块空间结构迫使基因频率总是离开局部“自私”(Selfish) 的状态。严格地讲 Wilson 的模型并不是建立在 Meta- 种群概念基础之上的,因为他所假定的“局部种群”,或者更严格地说是个体群,是在每一个世代内形成的,并且也总是在这一个世代内自行解体。然而 Wilson 的确提出了一个十分有趣的问题,即 Meta- 种群动态与个体在小尺度(Small-scale)斑块上的分布之间的关系。

4 Meta- 种群理论中的术语

在生态学研究,概念和术语的问题始终困扰着生态学家。尽管有些概念和术语生态学家们似乎都了解,但是这些概念和术语的使用有时却是不统一的,这是因为生态学家们总是面临着各自不同的具体系统。例如象对生态位(Niche), 群落(Community)以及 Meta- 种群这样一些最基本的概念和术语,不同的生态学家仍然有不同的理解。问题的关键并不仅仅是语义学的,生态学概念和术语在使用上的不确定会影响到我们对生态学现象的观察和描述,而且也会影响到我们对真实的自然界的理解。Hanski 等(1991)认为,为了明确所研究的问题,在三个空间尺度上应该有一个概念上的区别,这三个空间尺度分别为局部尺度(Local scale), Meta- 种群尺度(Metapopulation scale)和地理尺度(Geographical scale), 它们的定义分别被列在表 1 中。

表 1 三个空间尺度

局部尺度: 个体在这一尺度内完成取食和繁殖活动。
Meta- 种群尺度: 在这一尺度内, 扩散个体在不同的斑块生境(或局部种群)之间迁移,但是并不是所有的个体都将迁移。这意味着当一个斑块生境不利于一个特定个体的取食和繁殖时,该个体将会迁出这个斑块。但是如果个体在迁移过程中恰好进入了一个尚未被占据的空 的斑块生境,那么对于这个个体来说存在一定的风险,这是因为新的局部种群的建立并不总是一定会成功的。
地理尺度: 这一尺度也称为一个种所占据的整个地理区域上的尺度。在这一尺度内个体几乎没有扩散 出这个地理区域的可能。

在表 1 中我们可以看出局部尺度是涉及到局部种群的尺度,在这一尺度内个体依据它

们日常活动的需要而运动,并且个体间的相互作用也发生在这一尺度内。同时特别需要指出的是绝大部分个体都是在这一尺度内出生和死亡的。Meta—种群是局部种群由扩散个体所连接起来的系统。在表 2 中列出了在 Meta—种群理论中常用的术语及其定义。

表 2 Meta—种群理论中的术语(Hanski 等, 1991)

术 语	同义词和定义
斑块	同义词:斑块生境(Habitat patch) Population site 局部性 (Locality) 定 义: 局部种群所占据(或生存)的空间区域
局部种群	定 义:同一个种的, 并且以很高的概率相互作用的个体的集合
Turnover	同义词:殖民化——灭绝动态(Colonization—extinction dynamics) 定 义:局部种群的灭绝以及从现存局部种群内扩散出的个体在空的斑块生境中建立起的局部种群的过程。
Meta—种群(Metapopulation)	定 义: 通过扩散个体相互联系的局部种群的集合
Meta—种群动态的特征时间尺度(Characteristic time scale of metapopulation dynamic)	定 义: $T_m = 1/e_m$, 这里是局部种群的最低灭绝率
Meta—种群的持续时间(Population persistence time)	同义词: 期望寿命 (Expected lifetime) 定 义: 在一个 Meta—种群中所有的局部种群全部灭绝所需要的时间长度
占据模型(Occupancy model)	同义词: 斑块模型(Patch model) 等级状态模型(Scalar state model) 定 义: 这类模型忽略了局部种群的大小, 但考虑了被占据的斑块生境的比例。Levins 在 1969 年所提出的 Meta—种群模型就是一个占据模型 M
Meta—种群结构(Metapopulation structure)	同义词: Meta—种群的类型(Metapopulation type) 定 义: 被一个 Meta—种群所占据的斑块生境系统, 并且这个系统具有一定的斑块大小的分布和斑块之间的距离的分布
结构化 Meta—种群模型(Structured metapopulation model)	同义词: 向量状态模型(Vector state model) 定 义: 在这个模型中考虑了局部种群大小的分布

事实上我们并不能将 Meta—种群这一术语用于斑块生境的集合, 尽管这些斑块生境是已经被占据了或者是潜在地将要被占据。原则上讲 Meta—种群这一术语只能被用于局部种群自身的集合。当然我们也不能将 Meta—种群动态这一术语仅仅限制在可以用 Levins 模型所近似地去描述的那些系统中, 但是必须指出的是 Meta—种群动态这一术语仅仅只

能被用于那些具有 Turnover(殖民化—灭绝动态)(表 2)的局部种群的集合,或者说任意具有这种性质的局部种群的集合都适用于 Meta—种群动态这一术语。在 Levins 模型中, Levins 假定所有的斑块生境都是相似的,并且一个 Meta—种群在任意时刻的大小是以在这一时刻被占据的斑块生境的比例或者是数量来测度的。如果一个 Meta—种群被认为是充分小的,则说明构成这个 Meta—种群的局部种群的数量是非常小的。一般说来如果一个 Meta—种群是非常小的,那么可能有两个原因导致这一结果:第一是因为只有很少的斑块生境适宜于种群或个体的生存;第二或许仅仅是因为在某一时刻被占据的斑块生境的比例很小而已。特别需要指出的是 Meta—种群动态这一术语对于那些斑块生境的大小变化很大的 Meta—种群来说是不合适的。

有两个问题经常导致类型划分的复杂化,其中之一就是尺度问题。尽管在表 1 中, Hanski 等人(1991)已归纳出了三个典型的尺度类型。但需要指出的是在一般情形下,这种尺度不是离散的,而是连续的,或者说在三个典型尺度之间还存在许多不同等级的尺度。局部种群的边界通常是一个需要考虑的问题,除非整个生境是由不连续的,或离散的斑块生境所构成的。如果生境对一个种来说不仅是适宜的,而且是均匀一致的,并且局部种群是被人为的隔离开的,而不是由斑块生境的边界所确定的,那么你就很少能观察到一个真正的 Meta—种群动态所应该具有的特征,即局部种群的灭绝和新的局部种群建立的过程(Turnover)。当然这并不是说这种方法对于研究区域动态(Regional dynamics)(或 Meta—种群)来说是没有用的。在一个更广泛的意义上讲,Meta—种群动态强调在种群动态中个体的迁入和迁出的效应。并且在考虑这一问题时,个体的迁入和迁出的过程是如此的重要,以致可以忽略掉空间种群结构的类型(The type of spatial population structure)。

Meta—种群的结构可以是有等级的,一个大的“局部”种群可以由许多小的和更严格的局部种群所构成的。在这样的局部种群内,个体间的相互作用甚至有一定的分布。因此在岛屿生物地理学研究中的“大陆—岛屿”(Mainland—Island)化的 Meta—种群结构的含义也许明显地不同于由 Levins 模型所界定的 Meta—种群结构,因为在 Levins 模型中, Levins 假定所有的斑块生境都具有相同的大小(注意:在这里斑块生境的大小指生态学意义上的大小,例如象斑块生境的环境容量等等)。同时我们必须注意到在“大陆—岛屿”化 Meta—种群结构中,一般总认为“大陆—种群”(Mainland—population)可以存在一个很长的周期。这是因为“大陆—种群”总是由那些在地理空间距离上连接最紧密的局部种群所构成的(Harrison, 1991)。另外一个方面,在很多局部种群中,个体总是趋向于聚集在资源斑块(Resource patch)上。象这样更小尺度上的空间结构化也可以影响到种群的持续存在和其它种群水平(Population—level)上的现象。

总之,你当然不必去刻意寻找那些不同的空间结构化种群的类型之间的边界。但是如果这样做的话,对于理解决定在不同的空间尺度上的种群动态的机制一定是有益的。

5 单种 Meta—种群:Levins 模型的发展

如果仅从理论的角度上看,非常简单的 Levins 模型不仅有很高的理论价值,而且也非常优美。但是如果你要想了解一个真实的 Meta—种群的动态,就当然需要一个更真实的模型,特别是如果你是从要管理一个自然系统这样一个目的出发的话,那么你就更需要这样一个模型,它不仅是一个真实自然系统的再现,而且它还能够做出精确的预测。然而非常不幸

的是 Levins 在 1966 年就已经清楚地认识到在生态学中根本不存在能够同时满足一般性、真实性和精确性的模型。

作为 Levins 模型的发展,如果仅考虑数量状态变量 $P(t)$,那将会使问题变得非常复杂。然而如果考虑对 Levins 模型做适当的修改,并使得修改后的模型仍保持简洁性将是十分有益的。关于这一问题,Hanski 在 1991 年已做了全面的评述。Hanski 的研究提出了这样一种观点,即在已被占据的斑块生境的比例与局部种群的灭绝概率之间存在着一种反馈关系。实际的观察表明 $P(t)$ 和局部种群大小之间的关系反映了局部种群动态与 Meta-种群整体之间的关系(Hanski, 1983)。这一问题的另外一种说法是所谓的“救援效应”(Rescue effect)(Brown 等, 1977),或者说是对于任意一个局部种群来说迁入个体是怎样降低了这个局部种群的灭绝率的。Hanski 在 1985 年将 Levins(1969)的两状态模型(Two-state model)扩展为三状态模型(Three-state model),这一模型精确地包含了“救援效应”。Hanski 的模型清楚地证明了在交错稳定平衡态形式中的动态复杂性。当然在这种情况下一般总假定迁入个体会影响到局部种群的增长率。Hastings 在 1991 年研究了更一般的 Meta-种群模型,在这个模型中,他精确地考虑了局部种群大小的分布。

Verboom、Lankester 和 Metz 在 1991 年的工作主要处理了局部种群的内在结构,并且将 Levins 模型与局部种群内的随机过程联系在一起。更严格地讲,这是一个具有概率转移矩阵的模型。Levins 模型在其它方面的发展是由 Lande 在 1987 年完成的。Lande 在研究中使用了标准的统计模型,并将对应于个体领域的空间单位定义为“斑块生境”。需要指出的是 Lande 在 1987 年的工作主要是受到了保护生物学中管理问题的影响:如何保护在美国北部破碎化的古老森林中的猫头鹰。在 1989 年 Hanski 和 Kaikusalo 将种间竞争问题引入了 Lande 模型。

在自然界中,不同的局部种群可以占据着大小不同的斑块生境,并且迁移个体在一个新的斑块生境中生存下来的过程在很大程度上要依赖于迁移个体所能运动的距离。很显然对于绝大多数真实的 Meta-种群来说,Levins 的定性模型显然是不够的。Sjogren 在 1991 年关于蛙的 Meta-种群的研究提供了一个例子。1991 年 Ray, Smith 和 Gilpin 在他们的 Meta-种群模型中提出了“最近邻体扩散”(Nearest-neighbour dispersal)的假定。在这一模型中,特定局部种群的存在与否是一个关键。例如在一个局部种群已经灭绝的斑块生境内,迁入的新个体仅可能是来自于邻近的局部种群。Ray 等人在他们的模型中所考虑的主要是扩散行为对于 Meta-种群动态的影响。

如果我们忽略掉数学和概念的结构,在 Meta-种群动态中最关键的过程是局部种群的灭绝和新的局部种群的建立。关于局部种群的灭绝问题已经从很多的角度进行了研究。1991 年 Harrison 综述了在 Meta-种群中局部种群灭绝问题的研究,而 Sjogren(1991)则讨论了在一些真实系统中的复杂性。Hannson 在 1991 年讨论了动物运动的不同类型及其与扩散过程有关的行为。有关新的局部种群的建立的问题,Ebenhard 在 1991 年发展了 MacArthur 和 Wilson, 1967 年的工作。

局部种群动态一般会受到两类随机因素的影响,这两类因素被 May(1973)称为统计随机性和环境随机性。然而在 Meta-种群动态中还有另外两类随机因素,一般称为迁入-灭绝随机性和区域随机性。Hanski 在 1991 年的研究表明了这 4 类随机因素是怎样在 Meta-种群动态中起作用的。

6 Meta-群落

如果在同一个斑块生境的集合中存在着两个以上的种,则它们就构成了一个 Meta-community。类似于我们将 Metapopulation 一词直接译为 Meta-种群一样,在这里我们也将 Metacommunity 一词直接译为 Meta-群落。

如果在一个 Meta-群落内的不同的种之间并不存在相互作用,那么这时 Meta-群落就是一个非常有趣的概念。对于我们来说,我们不仅能够描述被每一个种所占据的斑块生境的比例,并且我们也可以知道这些种的联合概率分布。Taylor(1991)对这样一种极端情况开展了一些工作。

如果在这些种之间存在着相互作用,例如象竞争、捕食与被捕食以及在演替过程中的相互促进(Facilitators)等等,那么在任何一个生境斑块中一个种的存在必然会影响到其它种的灭绝概率以及其它种的个体迁入这个斑块生境的成功率,因而也就会影响到种在这个斑块生境内的局域分布。一般说来,群落生态学家对于种间关系及其种的共存是非常感兴趣的。从 Meta-种群理论的角度来看在群落生态学中的问题在一定程度上是可以用 Meta-种群结构加以解释的。近十几年来,这方面的工作在寄主-寄生物系统中已有一些进展(Murdoch 等, 1985; Reeve, 1988; Taylor, 1988)。

1991 年, Caswell 和 Cohen 在 Meta-群落的研究中引入了一个一般的模型,这一模型不仅包含了经典的 Levins 模型,而且也包含了在 Meta-群落中存在的问题。严格地讲, Caswell 和 Cohen 的模型是一个非线性的 Markov 转移矩阵,几乎生态学相互作用的所有可能性都已经被纳入了这个转移矩阵的符号结构。Case(1991)和 Bengtsson 研究了具有竞争作用的 Meta-群落。Bengtsson 评述了他关于 Daphnia 的典型研究,而 Case 则提出了关于 Meta-群落结构变化的新理论。

关于捕食与被捕食的 Meta-群落的研究也有不小的进展,例如 Nachman(1991)、Sabelis 等人(1991)“在生物控制计划”(Biological control programs)中都进行了捕食与被捕食的 Meta-种群的研究。Taylor 在 1991 年评述了具有 Meta-种群结构的捕食与被捕食系统的实验研究,他认为只有很少的情况能够符合 Levins 模型的结构。

7 Meta-种群与岛屿生物地理学

的确 Meta-种群的理论或观点涉及到了岛屿生物地理学中的平衡理论(MacArthur 等, 1969),因为在这两个理论体系中它们都有一个共同的基本过程,即个体迁入并建立新的局部种群以及局部种群的灭绝过程。当然在这两个重要的理论体系之间仍然是有区别的,其中最重要的区别就是在岛屿生物地理学中总假定存在一个所谓的“大陆”,并且在这个大陆上的“大陆-种群”不仅不会灭绝,而且还是迁移个体的唯一源泉,或者说所有的迁移个体都只能来自于“大陆-种群”。在 Levins 模型中,迁移个体可以是来自于任意一个现存的局部种群,同时任意一个局部种群都是有可能随机灭绝的。类似于 Levins 的 Meta-种群模型, MacArthur 和 Wilson(1969)的岛屿生物地理学模型可以被写为

$$\frac{dp}{dt} = m(1 - p) - ep \quad (3)$$

只是在方程(3)中 $P(t)$ 所表示的是在任意时刻 t 已被占据的岛屿比例。很容易看到在方程

(3)中 $P(t)$ 的平衡值为

$$P = \frac{m}{m + e}$$

并且显然总是有 $P \in (0, 1)$ 是恒成立的。

尽管作为两个不同的理论体系, Levins 的 Meta-种群模型和岛屿生物地理学的平衡模型在一些方面确实存在着互相抵触的情况, 但是实际上 Levins 模型和 MacArthur-Wilson 的平衡模型所定义的是 Meta-种群结构的两种极端情况, 或者说在这两种极端情况之间还存在着很多的过渡类型。正象 Harrison(1991)在她的论文中所指出的那样, 对于绝大部分 Meta-种群来说, 在斑块生境的大小上存在着相当大的变化, 当然这也就反映了在局部种群的大小之间也存在着相当大的变化。有些局部种群可能是相当大的, 并且同那些较小的局部种群相比它们也有很低的灭绝概率。在真实的自然界中的绝大多数 Meta-种群的性质肯定是介于 Levins 模型和大陆-岛屿模型之间的。

需要指出的是“Source-Sink”种群结构有时也会被误认为是“大陆-岛屿”种群结构。在“Source-Sink”种群结构中, 所谓 Source 种群是那些在条件较好的斑块生境中生存并具有较高增长率的局部种群。作为平衡这种高增长率的方式之一就是一些个体不断地从 Source 种群中迁出。另一方面所谓 Sink 种群是指那些在条件较差的斑块生境中生存并具有负的局部种群增长率的局部种群, 这就是说如果迁入个体不能够对 Sink 种群的增长率产生正的效应的话, 那么 Sink 种群就必然会灭绝。对于“大陆-岛屿”种群结构来说, “大陆”和“岛屿”之间的差异主要是由于随机因素造成的, 而对于“Source-Sink”种群结构来说, Source 种群和 Sink 种群之间的差异(按照定义)是由于确定性的生境差异所造成的。因此对于 Source 种群来说, 它们并不一定要比 Sink 种群大, 甚至通常它们还可能比 Sink 种群小(Pulliam, 1988)。

在岛屿生物地理学模型中所关心的焦点问题是单一的岛屿种群, 或在单一的斑块生境中的种群。对于这类种群状态的研究是将它们看作是岛屿面积和与大陆隔离程度的函数。因为对于每一个岛屿来说都可以把它们看作是有一个相同的过程, 因此将一个岛屿种群在一个岛屿上的生存概率看作是这个岛屿的面积可能的。假若存在一个较大的岛屿集合, 则对于每一个种来说总是可以确定一个关联函数(Incidence function)(Diamond, 1975)。对于这样的关联函数来说, Hanski(1991)和 Taylor(Diamond, 1975)的研究已表明在一定条件下去推测相对和绝对的灭绝率以及相对和绝对的殖民率(Colonization rate)是可能的。

一个真实的单种 Meta-种群模型完全可以从岛屿生物地理学模型中变化而来, 当然这需要将每一个已被占据的斑块生境看作是那些没有被占据的斑块生境的“大陆”。同时还需要说明的是在这样的模型中, 斑块生境的面积以及斑块生境之间的距离都是变量。正象 Gilpin(1987)所指出的那样, 这类模型是非常复杂的, 而且是难以分析的。当然对这类模型也已提出了一些专门的数值计算机模型(Gilpin et al, 1990a, 1990b), 并且这些模型可以在微机上运算。

8 Meta-种群与斑块环境

在一些生态学家看来, 表现出聚集空间分布的个体的任意集合就构成了一个 Meta-

种群,显然在这里忽略掉了聚集出现的尺度(表 1)。如果按照这种定义,任意一个特定种群都可以被看作是一个 Meta-种群。因为如果你可以随意地从任意的空间尺度上去看问题的话,那么个体的空间分布总是聚集的,而且几乎不会有例外。换句话说,在自然界中个体在空间上的严格的均匀分布是不可能的(Taylor et al, 1978)。尽管这似乎是在告诉我们不要将 Meta-种群的概念随意地扩展到小尺度条件下的个体的斑块分布的情形中去,但是我们同样也要注意观察到观察局部种群中个体的聚集分布与 Meta-种群这两个过程之间的平行性是很重要的。具有竞争个体的独立聚集空间分布的竞争模型一般被称为是聚集模型,或者也叫 Variance-Covariance 模型。这类模型已经证明了通过增加种内竞争强度,种内个体的聚集怎样使得两个或两个以上的种如何能够共存于同一个限制性资源上(Ives, 1988; Hanski 等, 1991; Ives 等, 1985)。已有一些在昆虫繁殖行为方面的实验支持这类模型的预测(Hanski 等, 1991)。

在 Meta-种群水平上,Levins 和 Culver(1971)以及 Horn 和 MacArthur(1972)的占据模型(Occupancy model)(定义见表 2)已经证明了在局部小尺度下两个不能共存的竞争种是怎样在具有种间相互作用的 Meta-群落中共存下来的。对于这一模型的实验支持是由 Bengtsson(1991)完成的。从根本上讲,无论是聚集模型还是 Meta-种群模型,种间竞争共存的根本基础都是个体的空间异质性分布。但是需要指出的是尽管在这两种不同的空间尺度上,竞争种的共存都是由于生境的异质性增强了种内竞争,然而在不同的尺度上产生这种结果的机制却是非常不同的。在聚集模型中,关键的机制一般都要涉及到竞争种的特定竞争行为,而在 Meta-种群模型中,关键的机制是竞争种的竞争排斥速率以及种的相对扩散能力。因此原则上讲就需要在聚集模型和 Meta-种群模型之间划定一个概念上的边界:即聚集模型描述了种在斑块环境中的聚集分布,而 Meta-种群模型则描述了一个种群的等级结构。

9 Meta-种群与景观生态学

景观生态学与 Meta-种群理论在很多方面看起来似乎都很相似,它们不仅有许多共同的术语,而且也有许多共同感兴趣的问题。例如在破碎化的栖息地中的种、群落以及生态系统的持续存在;怎样区分斑块生境与它周围的环境;斑块生境的起源、大小以及它们的形状;生境走廊在促进个体扩散以及在有效地保持 Meta-种群等方面的作用。当然景观生态学最关心的是在景观发展和景观管理中的人类的作用(Forman 等, 1986)。因而有些问题也就自然超出了生物学和生态学的范畴。

尽管景观生态学与 Meta-种群理论有许多并行的问题,但是在它们之间仍然存在着深刻的区别。Meta-种群理论是建立在对局部种群行为充分了解的基础之上的,它强调对 Meta-种群动态过程中的细节和机制的分析;而景观生态学的研究则是整体论的,它是以整个景观作为其研究对象的。在景观生态学中所采用的方法主要是描述,并且景观生态学将相关因素和景观过程归纳在同一个等级体系之下(A hierarchical scheme)。但是无论怎样讲,因为 Meta-种群理论和景观生态学有共同的概念和术语,以及共同的问题,因而 Meta-种群理论与景观生态学的结合必然会产生出令人激动的科学成果。

10 Meta—种群理论与保护生物学

近年来, Meta—种群的观点愈来愈受到保护生物学家的关注。随着人类和其它生物赖以生存的环境的破碎化程度愈来愈高,有关 Meta—种群的理论将会被广泛地应用于保护生物学的研究。Meta—种群理论在保护生物学中将主要涉及到环境破碎化的种群动态和遗传进化的结局,以及自然保护区的设计原理。

许多以前是连续分布的种,由于生境的破碎化而转变为 Meta—种群。对于这样的种群动态的研究是为了提出一些适当的管理方法去保证这样的种不会灭绝。在美国北部古老针叶林中的斑点猫头鹰的保护生物学问题是一个著名的例子。

一个在刚刚破碎化的栖息地中生存的种通常还不具备一个 Meta—种群的功能,因为这时个体也许只有很弱的迁移能力,因而这样的种很容易灭绝。Brown(1971)关于山顶小哺乳类的研究是一个比较著名的例子。Brown 的研究表明对于总的灭绝过程来说,绝大多数种总是在缓慢地下降。对于这种情况,有效的管理可以提供人工的迁移以防止种的灭绝,因此在这里 Meta—种群模型的作用是非常明显的。Rolstad(1991)讨论了许多涉及到生境破碎化的问题,或者说不同的种在生境的不同的破碎化过程中是怎样变化的。这一问题涉及到环境演变的结局。这个概念是由 Levins(1968)在他的专著“*Evolution of Changing Environments*”中首先提出的。由于在同一生境内可能存在着许多不同的种,并且它们都各自以不同的方式适应着栖息地的破碎化过程,因而这对于解决保护生物学问题带来非常大的困难。

十几年来,关于 SLOSS 的争论,即保护计划是应该建立一个大的生境呢,还是建立几个相互联系的小生境的争论,从根本上讲就是一个 Meta—种群的问题。当保护的目的是为了一个或几个种,甚至在物种多样性的水平上,则可以从 Meta—群落的角度去考虑这样的问题。有关这方面的工作目前已有相当的进展(Taylor, 1991; Caswell 等, 1991)。

Meta—种群结构在遗传进化方面具有重要的意义。如果一个种具有 Levins 模型的结构,则种群遗传杂合性的损失将在很大程度上被加速。Gilpin(1991)发展了 Maruyama 和 Kimura(1980)以及 Ewens(1989)的工作,并计算了在 Meta—种群中有效种群的大小 N_e 。与经典的种群生物学和种群遗传学的理论相比,在 Meta—种群中有效种群的大小 N_e 可以充分的小。Gilpin 相信那些具有显著的低杂合性的情形是可以非常好地用 Meta—种群理论来加以解释的。

参考文献

- Andrewartha, H. G. & Biehl, L. G. 1954. *The Distribution of Abundance of Animals*. Chicago: University of Chicago Press
- Boorman, S. A. & Levitt, P. R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. *Theoretical Population Biology*, 4:85—128
- Bengtsson, J. 1991. Interspecific competitions in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:219—237
- Brown, J. H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *American Naturalist*, 105: 467—478
- Brown, J. H. & Kordic—Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigra-

tion on extinction. *Ecology*, 58: 445—449

Case, T. 1991. Invasion resistance, species build— up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:259—266

Casewell, H. & Cohen, J. M. 1991. Disturbance, interspecific interaction, and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 193—218

Den Boer, P. J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica*, 18:165—194

Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 342—344

Ebenhard, T. 1991. Colonization in metapopulations: A review of theory and observation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:105—121

Ehlich, P. R. & Raven, P. H. 1969. Differentiation of populations. *Science*, 165:1228—1232

Ewens, W. J. 1989. The effective population size in the presence of catastrophes. In M. W. Feldman (ed.). *Mathematical Evolutionary Theory*. Princeton: Princeton University Press

Forman, R. T. T. & Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. New York ; John Wiley & Sons

Gilpin, M. E. 1975. *Group Selection in Predator— Prey Communities*. Princeton: Princeton University Press

Gilpin, M. E. 1987. Spatial structure and population viability, In M. E. Soule (ed.). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 125—139

Gilpin, M. E. 1988. A comment on Quinn and Hastings: extinction in subdivided habitats. *Conservation Biology*, 2:290—292

Gilpin, M. E. 1990. Extinction of finite metapopulations in correlated environments. In B. Shorrocks & I. R. Swinglend (eds.). *Living in a Patchy Environment*. Oxford Science Publications, 177—186

Gilpin, M. E. 1991. The genetic effective size of a metapopulation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 165—175

Gilpin, M. E. & Ray, G. 1990. METAPOP. Unpublished computer program

Gilpin, M. E. & Ray, G. 1990. METAPOP2. Unpublished computer program

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7:1—16

Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:89—103

Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology*, 64: 493—500

Hanski, I. 1985. Single—species spatial dynamics may contribute to long—term rarity and commonness. *Ecology*, 66:335—343

Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution*, 12:257—266

Hanski, I. 1991. Single—species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:17—38

Hanski, I. & Kaikusalo, A. 1989. Distribution and habitat selection of shrew in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 26:331—479

Hanski, I. & Cambefort, Y. (eds.). 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton: Princeton University Press

Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain in Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigation. *Biological Journal of the Linnean So-*

ciety, 42:3–16

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of Linnean Society*, 42: 73–88

Harrison, S. & Quinn, J. F. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos*, 56:293–298

Hastings, A. 1991. Structured models of metapopulations dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:57–71

Horn, H. S. & MacArthur, R. H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 53: 749–752

Ives, A. R. 1988. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource. *Journal of Theoretical Biology*, 133:345–361

Ives, A. R. & May, R. M. 1985. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology*, 115: 65–92

Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, 130: 624–635

Levins, R. 1966. Strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54:421–431

Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237–240

Levins, R. 1970. Extinction. In M. Gerstenhaber (ed.). *Some Mathematical Problems in Biology*. Providence, R.I.: American Mathematical Society, 77–107

Levins, R. & Culver, D. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 68:1246–1248

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press

Maruyama, T. & Kimura, M. 1980. Genetic variation and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations is frequent. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 77: 6710–6714

May, R. M. 1973. *Complexity and Stability in Model Ecosystems*, Princeton: Princeton University Press

Murdoch, W. W. Chesson, J & Chesson, P. 1985. Biological control in theory and practice. *American Naturalist*, 125: 344–366

Nachman, G. 1991. An acarine predator–prey metapopulation system inhabiting greenhouse cucumbers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:285–303

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132:652–661

Quinn, J. F. & Hastings, A. 1987. Extinction in subdivided habitats. *Conservation Biology*, 1:198–208

Ray, G. & Gilpin, M. E. 1991. The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:123–134

Reeve, J. D. 1988. Environmental variability, migration, and persistence in host–parasitoid systems. *American Naturalist*, 132:810–836

Rolstad, J. 1991. Consequence of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 149–163

Sabelis, M. W., Dickmann, O. & Jansen, V. A. A. 1991. Metapopulation persistence despite local extinction: predator–prey patch model of the Lotka–Volterra type. *Biological Journal of the Linnean Society*

ety, 42:267—283

Sjogren, P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: The case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 135—147

Taylor, A. D. 1988. Large—scale spatial structure and population dynamics in arthropod predator—prey systems. *Annales Zoologici Fennici*, 25:63—74

Taylor, A. D. 1991. Studying metapopulation effects in predator—prey systems. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:305—323

Taylor, B. 1991. Investigation species incidence over habitat fragments of different areas—a look at error estimation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:177—191

Taylor, L. R., Wiwod, I. P. & Perry, J. N. 1978. The density—dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *Journal of Animal Ecology*, 47:383—406

Trivers, J. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46:35—57

Verboom, J., Lankester, K. & Metz, J. A. J. 1991. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:39—55

Wilson, D. S. 1975. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 72:143—146

Wilson, D. S. 1980. *The Natural Selection of Populations and Communities*. Menlo Park, California: Benjamin/Cummings

Wright, S. 1940. Breeding structure of population in relation to speciation. *American Naturalist*, 74: 232—248

第五章 种群生存力分析的主要原理和方法

李义明 李典谟

1 研究历史

在强烈的人为活动干扰下,物种的灭绝数量越来越大,灭绝速度越来越快。在最近 400 年,已有 400 种或亚种的鸟和兽灭绝(WWF,1990)。17 世纪,每 5 年有一种哺乳动物灭绝,到 20 世纪,灭绝速率已达每 2 年一种。当代的物种灭绝速度至少是物种自然进化过程绝灭速度的 2500 倍。更新世冰河期地球上也发生过物种的大量灭绝(Soule,1987a),但现代的物种灭绝与更新世冰河期物种灭绝的不同之处在于:当代物种灭绝速度高,当代的物种灭绝速率是以数年或数世纪来计算的,而更新世的物种灭绝速率是以百万年计算的;更新世物种灭绝的同时,进化出许多替代物种,所以生物界得以继续繁盛,而当代灭绝的物种是没有新的进化物种来替代的,原因是物种灭绝速度太快,远远超过新物种的产生速度,并且物种进化所需的自然栖息地已被人类破坏;更新世冰河期发生的环境变化是缓慢的,把植被带缓慢地压缩到赤道或其他适宜的区域,许多物种得以生存,而当代的物种,由于人类栖息地的分布和隔离作用,已无法迁移到适宜的地区,因此许多物种灭绝是不可避免的;更新世物种灭绝是自然灾害的结果,而当代的物种灭绝是人类造成的,关系到人类的社会、经济等价值,与人类的生存有关。当代的物种灭绝已给各国社会、政治、经济和生态环境带来了严重危害。为了保护生物多样性,防止物种灭绝,世界各国建立了各种自然保护区,以保持物种在自然界中存活。为此需要研究种群存活的最低条件,建立保护区的数目、大小以及在什么地方建立保护区。另外,人类也需要探索物种灭绝的因素和过程,以增加我们对物种未来命运的了解,为更加合理地保护、管理和利用自然资源提供依据。为研究这些问题,一种新的技术和方法——种群生存力分析(Population viability analysis,简称 PVA)诞生了。用分析和模拟技术,估计物种以一定概率存活一定时间的过程叫种群生存力分析(PVA)。PVA 得出的主要结论是最小可存活种群(Minimum viable population 简称 MVP),即种群以一定概率存活一定时间的最小种群大小。

研究 PVA 历史很短,但其思想起源却很早(Soule,1987a)。保护主义者想保持整个自然系统—生态系统、群落、栖息地和物种的健康和多样性。于是,本世纪早期发展了保留面积(Settling aside of areas)技术—建立自然保护区。但随着人口的增加,可利用的土地越来越少,建立保护区就越来越困难。这迫使生物学家去探索自然系统生存力的最低条件是什么。解答这个问题的途径有两条,一条是群落生态学家研究系统生存力的最小面积(Moore,1962),岛屿生物地理学研究为此做出了重要贡献。另一条途径是种群生态学家研究目标种的最小种群大小(Franklin,1980;Shaffer,1981)或密度。现在发现,系统关键种的生存力研究是定义系统生存力的最适用途径(Soule 和 Simberloff,1986)。种群生存力研究的系统工作可追溯到种群的生死过程研究。1980 年以前,人们主要研究种群在恒定或周期环境的短期存活问题,1980 年以后生物学家开始考虑流行病、灾害和遗传漂变对种群长期存活的

影响。近十几年,PVA 的研究文章呈指数增长(Soule,1987a)。PVA 已成为保护生物学的研究焦点之一(Shaffer,1990)。PVA 研究的迅速发展与美国国会给其森林部颁布的法令“保持每个国家森林所有脊椎动物物种能生存”有关(Gilpin 和 Soule,1986)。80 年代 PVA 和 MVP 研究对象是脊椎动物,尤其是哺乳动物和鸟类。进入 90 年代,此研究已扩展到无脊椎动物和植物中。

2 概念和原理

PVA 研究物种灭绝问题。它的目标是制定最小可存活种群(MVP)(Gilpin 和 Soule, 1986),把灭绝减少到可接受的水平。广义的 MVP 概念有两种(Ewens 等,1987),一种是遗传学概念,主要考虑近亲繁殖和遗传漂变对种群遗传变异损失和适合度下降的影响,即在一定的时间内保持一定遗传变异所需的最小种群大小;另一种是种群统计学概念,即以一定概率存活一定时间所需的最小种群大小。MVP 的最初研究认为(Franklin,1980)短期存活的种群,有效种群大小不得低于 50;长期存活的种群有效种群大小应该是 500,这两个数字后来被称为神秘的数字(Simberloff,1988)。现在的研究认为 MVP 包含三个要素(Shaffer, 1987):①作用于种群的各种随机效应;②保护计划中的时间期限;③种群存活的安全界限。只有第一个问题服从科学地解答,后两个问题与社会经济等关系密切。因此,MVP 的时间期限和存活概率标准是可变的。不同物种因其种群特性和遗传学特征,所处的生态环境和受威胁程度不同,MVP 不同。不同国家和民族,不同社会和经济条件对同一物种制定的 MVP 标准也不同。不存在某个神秘的种群大小,不存在对所有种都适用的 MVP(Gilpin 和 Soule,1986;Soule,1987a)。存活概率标准可以是 50%、95%或 99%;保持遗传多样性的标准可以是 90%、95%或更高;而存活时间可定为 50 年、100 年或 1000 年。通常把低于 100 年的存活时间称短期存活,把 100 年或大于 100 年小于 1000 年的存活时间定为中期存活,而把 1000 年或 1000 年以上的存活时间称长期存活(Shaffer,1987)。

灭绝有两种划分法。一种是把灭绝分为系统压力和随机干扰(Shaffer,1981),或确定性灭绝和随机灭绝(Gilpin 和 Soule,1986)。系统压力或确定性灭绝通常由不可避免的强制性的变化和力引起,如历史上的冰河时期和栖息地损失,就是由无法改变的气候变化和人类活动引起。它可导致许多物种灭绝。随机灭绝是由正常的随机变化和干扰引起,它一般不毁灭种群,但削弱种群,使种群灭绝概率增加。系统压力和随机干扰往往联合起作用。在许多情况下,系统压力并不直接导致物种灭绝,而是把物种推到随机事件很容易发生作用的种群大小范围,由随机干扰促使物种灭绝。随机干扰分为四类(Shaffer,1981,1987):①统计随机性(Demographic stochasticity),由一定数量个体存活和繁殖中的随机事件产生;②环境随机性(Environmental stochasticity),由栖息地常数和种群间的竞争、捕食、寄生和疾病随时间变化而引起;③自然灾害(Natural catastrophes),如洪水、大火、干旱等以随机时间间隔的方式发生;④遗传随机性(Genetic stochasticity):由奠基者效应(Founder effect)、随机固定(Random fixation)或近亲繁殖的基因频率变化引起。这种划分没有包括不适应的社会行为(Social Dysfunction)和阿利效应(Allee effect)对物种灭绝的影响(Simberloff, 1988),如低密度时未考虑寻找配偶困难,一些物种以小组的方式交配和抵御入侵者,捕杀能增加它们的灭绝概率等。Soule 和 Simberloff(1986)把导致物种灭绝的力和因素分为外在的和内在的。外在因素包括与其它种的有害相互作用(竞争、寄生、捕食和疾病增加、共生作用下降)和有害事件或栖息地和物理环境的有害变化;内在因素包括物种遗传特征的随

机变化以及这些特征与环境的相互作用,包括统计随机性、不适应的特征或行为对种群造成的不利影响,近亲繁殖带来的遗传退化,遗传漂移和其它因素。这两种划分法从不同角度概括了灭绝因子,但目前常用的还是 Shaffer 的划分法。

确定性灭绝往往无法避免,因此,PVA 一般研究随机干扰对种群的影响 (Shaffer, 1981, 1987)。不同的种群大小对随机干扰的反应是不同的。在没有系统压力的情况下,大种群对随机干扰不敏感,种群不易灭绝;而小种群对随机干扰极为敏感,种群易灭绝。PVA 主要研究小种群的随机灭绝问题。PVA 研究的是一些对生态系统、遗传学以及政治经济等有重大意义的物种。这些物种包括 (Soule, 1987a): ①其活动为其它几个种创造关键栖息地; ②其行为增加其它种的适合度; ③调节其它种群的捕食者,而且它们的消失会导致物种多样性下降; ④对人类有精神、美学和经济价值; ⑤稀有种或濒危种。

根据最近的研究进展,PVA 主要从三个方面来研究种群灭绝过程:分析模型、模拟模型和岛屿生物地理学分析。分析模型主要是一些数学模型,一般考虑理想条件或特定条件下的灭绝过程;模拟模型用计算机模拟种群真实动态;而岛屿生物地理学方法则是研究岛屿物种的分布和存活,证实分析模型和模拟模型的正确性。

3 主要研究方法

3.1 分析模型

3.1.1 统计随机性和环境随机性

统计随机性和环境随机性对种群灭绝影响的特点主要表现在:小种群对灭绝的敏感程度高于大种群;环境干扰增加,种群灭绝的概率增加。

Goodman 模型 早期的统计随机性模型是生死过程模型 (Richter-Dyn 和 Goel, 1972)。但此模型定义的平均出生率和死亡率与我们实际测定的统计出生率和死亡率不完全一致 (Goodman, 1987), Goodman 提出了原始种群大小为 N 的期望存活时间公式:

$$T_{(N)} = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{2}{y(yV_{(y)} - r_{(z)})} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{V_{(z)} + r_{(z)}}{V_{(z)}Z - r_{(z)}}$$

这里 $r(z)$ 和 $V(z)$ 分别是种群大小为 z 时每个个体平均增长率和平均增长率方差。此式中 $V(N) = V_e + V_i/N$, V_i 是由一个个体组成的种群情况下 r 的平均方差,由个体间 r 的遗传差异引起,不随时间和种群大小变化而变化。 V_e 是环境变化对 r 影响所产生的方差,又叫环境方差。很明显,当 N 不是很小时, V_e 对 $V(N)$ 的变化起主要作用。Goodman 分析了模型的数值解答: ①只考虑个体方差,忽视环境方差,逻辑斯谛密度制约和非密度制约条件下, $T(N)$ 随 N_m 呈接近指数形式增长。密度制约条件下, $T(N)$ 小于非密度制约条件下的 $T(N)$ 几个数量级; ②考虑环境方差,忽略个体方差,非密度制约种群 $T(N)$ 随 N_m 呈低于(或小于)线性方式增长; ③环境方差是决定种群平均灭绝时间的关键因素。存活时间的概率分布是负指数分布。有人用小哺乳动物实际种群动态资料研究了模型的行为 (Burgman 等, 1992), 结果显示:期望存活时间对种群增长率方差的变化很敏感,方差越小,期望存活时间越长。密度制约条件下(其它条件相同)种群的存活时间短于非密度制约条件下种群的存活时间。Goodman 模型有几个优点 (Burgman 等, 1992): ①增长率参数和方差参数在野外易于观察; ②模型包含了统计随机性和环境随机性; ③适合于各种增长形式的种群动态。其

缺点是需提供种群密度从一个个体到最大种群数量范围内的增长率和方差。已有人用岛屿生物地理学资料证实 Goodman 模型 (Belovsky, 1987), 不过, 他的研究有商讨之处 (Shaffer, 1987; Burgman 等, 1992)。

其它模型 Saila (见 Ginzburg 等, 1990) 认为模型计算的灭绝概率取决于模型是否包含密度制约因子, 有密度制约的种群比没有密度制约的种群波动小。Ginzburg 等 (1990) 用年龄结构模型和 Richer 函数研究鳕 (*Gadus morhua*) 在随机环境中密度制约对种群准灭绝 (准灭绝包括种群下降和灭绝) 的影响, 在中等或低密度制约下, 种群准灭绝概率低于非密度制约下的准灭绝概率。

从理论上说, 有密度制约的种群一般比较稳定, 受环境随机干扰较小, 种群灭绝概率可能较低。因此, 在分析模型时, 确定种群密度和种群增长率及增长率方差之间的关系, 对模型的分析结果是至关重要的。

3.1.2 灾害

灾害对物种存活的影响是以随机时间间隔方式发生作用的。Ewens 等 (1987) 从遗传变异的损失和统计学两方面探讨了灾害对种群存活的影响。

3.1.2.1 灾害对遗传学的 MVP 的影响

Ewens 等 (1987) 引用 Kimura 和 Matuyama 1980 年的灾害模型分析灾害对 MVP 的影响。设种群有 nN 个个体, 分成大小为 N 的 n 个亚种群。在每一代中, K 个亚种群随机灭绝 (灾害的结果), 重新占居这样的亚种群是来自剩余的 $n-k$ 个亚种群中的任一个。此过程是独立的和随机的, 每个亚种群的灭绝过程和再定居过程是种群基因库的随机样本。在 t 代, 两个基因随机地从种群抽出且是不同等位基因的概率为: $P_t = A\lambda_1^t + B\lambda_2^t$, A 和 B 是常数

$$\lambda_1 = 1 - \frac{1}{2N},$$

$$\lambda_2 = \frac{(n-k-1)(N^2-k)}{n(n-1)(n-k)}$$

此模型中遗传变异的损失有两种方式, 一种是亚种群内的随机遗传漂移, 其速率为 λ_1 , 另一种是其它亚种群子代替代灭绝亚种群的过程, 其速率为 λ_2 。 λ_1 和 λ_2 的较大者将控制遗传变异的最终速率。研究表明, 如果亚种群间存在迁移, nN 较大, 即使是亚种群间迁移速率很小, 也能够有效地长期保持整个种群的遗传变异及亚种群的遗传变异。

3.1.2.2 灾害的统计学模型

灾害的统计学模型很复杂。设一个生死过程, t 时种群大小为 N , 在时间 $(t, t+\Delta t)$ 间出生一个个体的概率为 $\alpha(N)\Delta t$, 死亡一个个体的概率为 $\beta(N)\Delta t$, 发生灾害的概率为 $r(N)\Delta t$ 。对于许多生物种群, 可以假定, $\alpha(N)=\alpha N$, $\beta(N)=\beta N$, $r(N)=r$ 。当 $\alpha \leq \beta - r \ln p$ 时, 种群一定会灭绝。作为一个近似的解答, 如果原始种群大小为 i 的种群中每个个体的子代系是独立的, i 较大, 则种群灭绝时间小于或等于 t 的概率

$$P_E \approx \exp\{-\exp[-(t-a_i)/b_i]\}$$

a_i 和 b_i 是依赖于原始种群 i 的常数。 $b_i = 0.7797\sigma_i$, $a_i = \mu_i - 0.5772b_i$, μ_i 和 σ_i^2 是种群灭

绝时间的平均数和方差。

$$\mu_i = \ln i / (\alpha - \beta - r \ln p), \sigma_i^2 = (\ln i) [r (\ln p)^2] / (\alpha - \beta - r (\ln p))^3$$

$$t^* = a_i - b_i \ln(-\ln p^*)$$

t^* 是种群灭绝时间；

P^* 是种群灭绝时间小于 t 的概率。

Ewens 等得出结论,平均存活时间取决于原始种群大小的对数形式,仅较弱的依赖于种群大小。

Shaffer(1987)总结了统计、环境和灾害随机性的行为特征。统计随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈几何数增长,这说明统计随机性只对很小的种群(数量在几十至几百)有重要危害。这种关系取决于种群增长率,增长率越低,平均存活时间随种群增加越慢,但超过中等种群大小或增长率后,平均存活时间就变得很长;统计随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈线性增长。这种形式主要取决于种群增长率和增长率的变异性。灾害曲线表现为平均存活时间随种群大小的对数形式增加而增长,这种关系不仅依赖于种群增长率,而且依赖于灾害的严重程度和频率。根据三者对种群灭绝影响的特征,灾害对种群存活的重要性大于环境随机性和统计随机性,环境随机性对种群存活的重要性大于统计随机性。Shaffer 认为这三种曲线形式只是一般规律,存在一些特殊情况,如在某些情况下,环境随机性重要性可能大于灾害等。

3.1.3 遗传随机性

3.1.3.1 小种群对种群遗传退化的影响

小种群对种群遗传退化的影响主要包括三个方面:①近亲繁殖可能性增加(Ralls 等, 1986; Soule 和 Simberloff, 1986)。近亲繁殖增加遗传基因的同质性,同质性的增加使有害隐性基因表达的机会增加,后代间的变化性降低,后代度过突然环境变化而存活的机会减少。近亲繁殖在鸟类和兽类的自然种群中是极为罕见的。鸟兽个体间存在着避免近亲交配的行为学机制和地理隔离机制。长期的野外调查表明,鸟兽的近亲交配率一般低于随机交配所期望的近亲交配值。个体间存在着认识亲属的能力,并且近亲间存在着空间隔离;②异质性变小,在杂合性的远系繁殖(Outbreeding)的物种中,较多异质基因的个体比较少异质基因的个体更能适应环境(Soule 和 Simberloff, 1986; Allendorf 和 Leary, 1986)。异质性增加了个体的存活和抗病能力,增加生长速率和发育稳定性。物种的进化潜力依赖于它所含有的遗传变异量,较低遗传变异的种群对新环境的胁迫较敏感。在动物和植物中,物种所拥有的遗传变异与其适合度是正相关的(Allendorf 和 Leary, 1986; Ledig, 1986);③遗传漂移对物种长期进化产生的深刻影响,遗传漂移导致遗传变异的损失,损失速率与有效种群大小有关。每代遗传变异的损失速率为: $1/2N_e$, N_e 是有效种群大小,即具有相同遗传变异损失速率和近亲繁殖速率的理想种群大小称真实种群的有效种群大小(Koenig, 1988)。在非自然选择条件下,种群的遗传变异损失主要来自遗传漂变。要阻止遗传变异损失,种群应足够大,使得由突变产生的新遗传变异量和遗传漂移损失的遗传变异量相等(Soule 和 Simberloff, 1986)。这个种群大小主要取决于遗传变异种类,各种变异的突变速率以及作用在这些变异上的自然选择类型。

3.1.3.2 有效种群大小与种群短期存活和长期存活

动物育种者发现,家养动物 1% 的近亲繁殖率对种群产生的不利影响很小(Franklin, 1980; Soule, 1980)。根据这一事实, Franklin 和 Soule 认为 1% 的近亲繁殖率是一般种群能够忍受的近亲繁殖水平。依据近亲繁殖率公式 $1/2Ne=1\%$, 可知 $Ne=50$ 。这就是说,要使近亲繁殖系数低于 1%, 有效种群大小必须等于或大于 50。但是 $Ne=50$ 的种群并不能阻止遗传漂变产生的遗传变异的缓慢损失,在不到 100 代内将损失绝大部分遗传变异, 剩余的遗传变异已低于一般种群生存所需的遗传变异量。因此, Franklin 和 Soule 认为有效种群大小为 50 只能作为物种短期存活 MVP。目前, 人类活动对自然生态系统干扰严重, 全球气候变化加剧。一个物种要长期生存, 必须有足够的遗传变异量以适应变化的环境, 这就要求物种由突变产生的遗传变异量至少应与遗传漂变损失的变异量相等。Franklin 和 Soule 根据果蝇刚毛特征突变的数据, 估计这个有效种群大小应该是 500(Franklin, 1980; Frankel 和 Soule, 1981), 它能满足种群的长期存活要求。但是, Franklin 和 Soule 考虑的只是非自然选择下的遗传变异平衡(Simberloff, 1988)。Lande 和 Barrowclough(1987)系统地总结了保持遗传变异平衡所需的有效种群大小(表 1)。对于数量遗传性状, 有效种群大小为 500, 可保持遗传变异的损失与突变产生的遗传变异输入平衡。但单个位点的中性基因, 有效种群大小为 105~106, 才能保持遗传变异平衡。 $Ne=500$ 的实际种群大小一般在几百至几千范围内, 而在环境随机性和自然灾害下, 保持 95% 的概率存活 100 年或 1000 年的种群大小往往超出此范围。换句话说, 仅仅从遗传学考虑而得出的 MVP 并不能保证种群的长期存活要求。值得注意的是, 虽然保持遗传变异对保持个体适合度和种群生存力至关重要, 但种群遗传变异保持水平和种群生存力之间的数量关系仍不清楚(Shaffer, 1987)。要准确地估计 MVP, 必须综合地考虑四种随机因素以及它们之间的相互作用对种群的影响。

表 1 突变保持遗传变异平衡所需的有效种群大小
(Lande 和 Barrowclough, 1987)

遗传变异类型	选择类型	所需有效种群大小	恢复时间(世代)
数量性状	中性	500	$10^2 \sim 10^3$
数量性状	稳定或波动最优化	500	$10^2 \sim 10^3$
单基因位点	中性	$10^5 \sim 10^6$	$10^5 \sim 10^7$
单基因位点	有害的 (不完全隐性)	独立于 N_e , 除非近亲繁殖, 总是表现 102~103	10^2

3.1.3.3 有效种群大小的计算

由于有效种群大小决定了遗传变异的损失速率, 因此确定种群在不同条件下的有效种群大小, 对防止近亲繁殖和保持种群遗传多样性有一定的意义。这方面的研究包括世代不重叠种群(Lacava 和 Hughes, 1984), 世代重叠种群(Reed 等, 1986), 世代重叠且扩散种群(Koenig, 1988), 以及波动种群等(Lande 和 Barrowclough, 1987) 的有效种群大小计算。

3.1.3.3.1 世代不重叠种群的有效种群大小的计算

Franklin (1980)提出遗传变异损失的公式:

$$H = H_0(1 - 1/2N_e)^t$$

t 是世代数;

H_0 是 $t=0$ 时的遗传变异性;

N_e 是有效种群大小。

Lacava 和 Hughes (1984) 应用 Kimura 和 Crow 1963 提出的 (见 Lacava 和 Hughes, 1984) 确定实际种群大小与有效种群大小的公式, 计算有效种群大小:

$$N_e = \frac{NK - 2}{K - 1 + V/K}$$

K 是每个亲本繁殖后代的平均数量;

V 是每个亲本繁殖后代数量的方差;

N 是实际种群大小。这个方程有三点假设: ①物种是两性繁殖; ②随机交配; ③亲本的繁殖与其后代无关。

对于一夫多妻制的物种, m 是雄性个体在种群中的比例, $N_e = 4m(1-m)N$ 。

Lacava 和 Hughes 认为一般情况下, 遗传异质性累积损失 40%~50% 是种群仍能存活的下限。他们根据北苍鹰 (Northern Goshawk) 和大角鹿 (Elk) 的资料计算出有效种群大小为 50 所需的实际种群大小: 北苍鹰的实际种群大小为 46, 大角鹿的实际种群大小为 214。

3.1.3.3.2 世代重叠种群有效种群大小

Lacava 和 Hughes 应用的模型隐含着两点假设 (Reed 等, 1986): ①种群中所有个体都繁殖; ②世代不重叠。但绝大多数脊椎动物世代重叠, 这必将增加亲属间交配的可能性。

Reed 等 (1986) 根据 Hill 1972 年的模型, 给出重叠世代 N_e 的计算公式:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4L_m M_{br} K_m \bar{L}_m} + \frac{1}{(4L_f F_{br} K_f \bar{L}_f)}$$

M_{br}, F_{br} 是繁殖雌性和雄性的数量;

K_m, \bar{L}_m 是每年新生雄性和雌性的数量;

L_m, \bar{L}_f 是新生雄性和雌性存活到繁殖和生育平均年龄的概率;

L_m, \bar{L}_f 是世代长度即所有雌性和雄性在稳定年龄结构的种群中繁殖时的平均年龄。

对于一夫一妻制的物种, 如果雄雌有相同的平均世代长度、存活和繁殖概率, 上述方程变为:

$$N_e = L_m N_{br} \bar{K} \bar{L}$$

N_{br} 是繁殖个体的数量。

有效种群大小为 N_e 的种群所需的实际种群大小为:

$$N = M_{br} + M_{nr} + F_{br} + F_{nr}$$

M_{nr} 和 F_{nr} 为非繁殖雌性和雄性的数量。

Reed 的模型有以下几点假设: ①随机交配; ②个体间繁殖能力无差异; ③稳定年龄结构; ④雄性后代数量与雌性后代数量无协方差; ⑤雄性数量和雌性数量无年间变化; ⑥家庭大小呈泊松分布。

Reed 等认为 Lacava 和 Hughes (1984) 计算的北苍鹰的种群大小是不正确的, 一般情况下, 有效种群大小都小于实际种群大小。根据 Reed 等的计算, 北苍鹰的实际种群大小为 122 + 非繁殖个体。大角鹿的实际种群大小应为 426, $N_e/N = 0.117$ 。

3.1.3.3.3 世代重叠且扩散的种群有效种群大小的计算

Koenig(1988)根据 Wright 1946 年的模型,提出了 N_e 的计算公式:

$$N_e = 4\pi\rho a^2 F_{GT} F_{Rs} F_k$$

ρ 是种群密度;

a 是扩散长度,即出生地到第一次繁殖地之间的距离;

F_{GT} 是重叠世代的校正值;

F_{Rs} 是不相等子代繁殖的校正值;

F_k 是非正态扩散分布的额外校正值。

Koenig 列出了 4 种鸟类的 F_{GT} , F_{Rs} 和 F_k 值。这些参数通过生命表计算而得。4 种鸟类的 $F_{GT} \times F_{Rs} \times F_k$ 的平均值为 0.34, 以此值计算有效种群大小为 50 的种群实际种群大小应为 147.1。

3.1.3.3.4 波动种群的有效种群大小计算

对于波动的种群(Lande 和 Barrowclough, 1987)如果 i 代的有效种群大小为 $N_{e(i)}$, 则:

$$N_e = \frac{1}{2} \left[1 - \prod_{i=1}^t \left(1 - \frac{1}{2N_{e(i)}} \right)^{\frac{1}{t}} \right]$$

t 代的遗传变异量

$$H_t = H_0 \prod_{i=1}^t \left[1 - 1/2N_{e(i)} \right]$$

H_0 是 $t=0$ 时的遗传变异量。

3.1.4 异质种群(Metapopulation)

由几个斑块种群或亚种群(Subpopulation)组成的种群(Gilpin, 1987), 或组间个体迁移小于亚种群内个体迁移的一组亚种群叫异质种群(Simberloff, 1988)。异质种群的一个重要特点是具有亚种群结构, 亚种群间存在个体流(Individual flow)。个体流对亚种群动态和遗传变异保持有重大影响(Gilpin, 1987)。亚种群间的迁移能大大增加种群的稳定性, 延长种群的存活时间(Reddingius 和 Boer, 1970; Roff, 1974, a, b; Murphy, 1990)。即使是暂时存活的亚种群, 也能延长异质种群和其他亚种群的存活时间(Howe 和 Davis, 1991)。异质种群的灭绝取决于亚种群的灭绝(Ehrlich, 1965; Ehrlich 等, 1975), 亚种群的灭绝与其受到的环境干扰、亚种群大小、亚种群间的个体迁移速率、距离等有关。虽然在亚种群内近亲繁殖增加, 遗传变异减少, 但有亚种群结构的异质种群拥有的遗传多样性多于相同大小的非亚种群结构的种群遗传多样性(Gilpin, 1987; Ewens 等, 1987), 原因是: ①各亚种群也许固定了不同的等位基因; ②不同亚种群经历的选择压力可能不同, 不同亚种群包含了适应不同选择压力的遗传变异。前面提到的遗传变异的灾害模型也是一种异质种群模型, 有亚种群结构的种群能保持种群的遗传变异。

异质种群在自然界中很常见。栖息地分布的差异、气候差异, 以及人为干扰的差异都能造成种群的斑块分布, 在某种程度上都能称为异质种群。PVA 把异质种群当作影响种群灭绝的重要因子来分析(Simberloff, 1988)。这方面已发展了许多模型。

3.1.5 涡漩模型(Vortex model)

Gilpin 和 Soule(1986)提出了物种灭绝的涡漩模型:即任何环境变化都能建立生物和环境相互作用的正反馈,这些反馈会进一步损害种群,有可能导致种群灭绝,这一系列事件称灭绝涡漩。Gilpin 和 Soule 把涡漩划分为 4 种:①R 涡漩,种群数量 N 的偶然降低和增长率方差 $\text{Var}(r)$ 的偶然增加,会使脆弱的种群进一步扰动(Disturbance),从而进一步减小 N ,增加 $\text{Var}(r)$,构成一个涡漩,加速种群灭绝;②D 涡漩, N 的降低和 $\text{Var}(r)$ 的增加能改变种群的空间结构,增加种群的斑块(Patchiness)。而较破碎的分布,会进一步增加局部斑块种群的灭绝概率和斑块间的隔离,降低有效种群大小。这些后果同样能再次降低 N ,增加 $\text{Var}(r)$,形成一个涡漩;③F 涡漩,如果小的有效种群大小 N_e 持续许多代,能引起近亲繁殖和遗传变异损失,损害种群的大多数表现型,如新陈代谢效率,增长率,繁殖生理和抗病性的变化,从而降低出生率,增加死亡率。而较低的 r 和 N 进一步减少 N_e ,构成一个涡漩;④A 涡漩, N_e 的降低减少定向选择的效率,增加种群表现型和环境间的不协调,这会减少 r 和 N ,从而进一步降低 N_e ,形成一个涡漩。每个涡漩均能诱发和加重其它涡漩。涡漩现象是物种灭绝的一个特征。

3.2 模拟模型

3.2.1 Shaffer 的模拟模型

Shaffer 1978 年(Shaffer 和 Samson, 1985)用计算机模拟美国黄石公园大灰熊(*Ursus arctos* L.)种群的灭绝过程,使用的是 1959~1970 年的种群动态数据。他的模拟模型运用了离散时间离散数量公式,考虑了种群的性比、年龄结构、死亡率和繁殖率以及密度制约关系。离散个体模型包含有统计随机性,通过伪随机数字发生器产生个体,确定其存活和繁殖。用死亡率方差和繁殖率方差表示环境随机性。MVP 定义为 95% 概率存活 100 年的种群大小。模拟结果显示 50~90 个个体能满足此 MVP。类似的研究见 Suchy 等(Suchy, 等, 1985)的工作。他们用黄石公园大灰熊 1975~1982 年的种群动态资料,模拟环境随机性和统计随机性对大灰熊 MVP 的影响,发现死亡率对种群的影响大于繁殖率,以 95% 的概率存活 100 年的 MVP 是 125 个个体。Shaffer 和 Samon 比较模拟模型和分析模型的特点,他们认为分析模型过高估计了种群的存活概率和存活时间,而模拟模型则真实可靠。不过 Shaffer 的模拟模型未考虑遗传随机性和灾害等因素,而这两点对种群灭绝起重要作用。

3.2.2 VORTEX 模拟模型

VORTEX 模拟模型是 Lacy 等人 1987 年编制的种群动态随机模拟程序,模拟离散时间连续事件的种群过程。模型考虑了统计随机性、环境随机性、遗传随机性和灾害等因素。该模型是目前种群生存力分析比较流行的模拟模型。它已用于许多物种的 PVA 研究(Seal 等, 1990a, b),现在仍在改进中。VORTEX 只是真实种群动态的简化模型,还有不足之处,如除灾害外,假定环境变化和出生率、死亡率是相互独立的,没有考虑密度制约因子等。

3.3 岛屿生物地理学分析方法

研究 PVA 的经典岛屿生物地理学方法有两种(Samson 等, 1985; Shaffer, 1981):发生率函数(Incidence function)(Diamond, 1975a)和岛屿模型(Samson 等, 1985),但这两种方法均不适用于连续分布的物种,如许多大陆的脊椎动物。

Belovsky(1987)用岛屿生物地理学资料证实了 PVA 的 Goodman 模型。他比较了 Brown(1971) 和 Patterson(Patterson 和 Atmar, 1986) 有关旱生哺乳动物在美国西南部山顶分布和存活状况与 Goodman 模型的预测,发现预测结果和观察结果很一致。有人建议,应

广泛地运用岛屿生物地理学资料检验 MVP 模型(Shaffer, 1987)。Berger(1990) 研究美国西北部 122 个地点大角羊(Bighorn sheep)种群存活情况, 这些种群在地理上是隔离的。研究表明: ①小于 50 个个体的种群在 50 年内全部灭绝; ②超过 100 个个体的种群存活了 70 年; ③种群快速灭绝不是由食物短缺、恶劣气候、捕食、种间竞争引起的。种群大小是种群存活的标志。Berger 的研究可以看成是探索 MVP 的实验途径。

从近几年的研究来看, 岛屿生物地理学分析对 PVA 研究有重要意义, 它是研究 MVP 的有效实验途径, 可以证实 MVP 模型, 同时, 帮助我们理解 PVA 研究中异质种群的作用。

4 展望

还没有发展出概括 4 种随机性的综合性模型(Shaffer, 1987; Grumbine, 1990)。分析模型只考虑某一种或几种不确定性, 如 Goodman 模型只考虑了统计随机性和环境随机性。VORTEX 随机模拟程序, 虽然把四种随机性都考虑进去, 但未能把它们综合起来, 因而确定出保持遗传多样性的 MVP 标准和统计学的 MVP 标准(Seal 等, 1990a, b)。Gilpin 和 Soule 的涡流模型综合考虑了 4 种不确定性, 但它是一个图解模型。综合性模型关键取决于建立种群遗传变异损失与种群增长率、增长率方差、死亡率和死亡率方差以及种群适合度之间的关系。这需要对种群遗传变异与种群参数及环境变化之间的关系作长期的研究, 需要遗传学家和生态学家的协作研究。

获取种群和环境的准确参数依赖于对种群进行长期系统观察并编制出生命表。绝大多数濒危动物的 PVA 研究缺乏有效资料。美国黄石公园对大灰熊的研究只有 12 年种群动态资料(Shaffer 和 Samaon, 1985)。佛罗里达礁鹿的 PVA 研究缺乏方法一致的种群动态观察资料, 并且有关灾害、遗传变异、近亲繁殖方面的资料缺乏。巴厘燕八哥的 PVA 研究绝大部分资料是估计或猜测的。参数缺乏或不准确, 影响到模型结果的准确性。然而, 收集种群参数要花费巨大的人力、物力和时间(Shaffer, 1987)。编制大型长寿动物的生命表, 通常需要数年, 而获取灾害对种群影响的数据需要的时间就更长了。必需长期系统地研究目标种的种群参数和环境参数, 以保证模型结果的准确性。

目前, 绝大多数 PVA 模型缺乏验证, 这大大影响了模型的实际应用。模型一般预测几十乃至几百年的种群存活状态, 直接地验证要花费一个人一生或更长时间, 这几乎是不可能的。较为间接的方法是用岛屿生物地理学资料检验模型(Simberloff, 1988)。岛屿物种分布提供了各种随机因素对种群作用的综合结果, 应大力开展这方面的研究(Shaffer, 1987)。

MVP 虽然没有一个统一的为所有保护学家承认的数字, 但对 MVP 的数量级认识却逐渐趋于一致。大小为 10~100 的种群太小, 遗传变异将快速损失, 统计随机性很快促使种群灭绝。Soule 和 Simberloff(1986) 认为有效种群大小在几百至几千才能达到保护要求。Soule(1987b) 猜测以 95% 的概率存活几百年的 MVP 应在较低的几千比较适合。Thomas(1990) 通过种群动态研究提出种群大小为 1000 能达到正常波动的种群中期和长期存活要求, 种群大小为 10000 能保证种群波动极大的鸟兽中期和长期存活。种群几何平均值至少为 5500 才能符合一个完整栖息地中种群的保护目标。从这些研究可以看出种群的数量级在 103 以上能达到一般物种以较高概率中期和长期存活。

MVP 是设计自然保护区的一个重要准则(Soule 和 Simberloff, 1986)。Newmark(1985) 检查了美国西北部 8 个公园和公园系统, 发现只有一个能支持广布的哺乳类种群, 其

它 7 个公园和公园系统面积都不足以维持有效种群大小 $MVP=50$ 的种群。Shonewald—Cox(1983)报道美国 55% 的国家公园对大多数脊椎动物和长寿命植物很少提供保护,即使最大的公园,也难以保护繁殖较慢和高度特化的物种长期存活。Belovsky(1987)比较了当今世界各国的公园面积和哺乳动物存活所需面积。他的计算表明,在自然条件下,有 0%~20% 的公园,最大型的食肉动物(10~100kg)能期望存活 100 年,但没有一个公园大到能保证最大的食肉动物存活 1000 年。4%~100% 的保护区,将允许最大的食草动物存活 100 年,0%~22% 的保护区将允许其存活 1000 年。Belovsky 建议我们应重新评价保护区工作和管理方针。

MVP 理论和实践之间存在巨大的差异。原因有两个:①绝大多数自然保护区的建立早于 MVP 的产生和发展,因而缺乏科学的设计和指示;②现存许多保护区扩大困难,可用于自然保护区的土地越来越少。

尽管 PVA 尚有许多问题未解决,MVP 的理论和实践差距很大,PVA 还是在快速发展,因为许多物种正面临着灭绝的危险,一些物种很可能在我们能收集到完全的种群参数和建立完备的理论前就灭绝了。因此,我们必须以现有的资料和不怎么完备的理论给物种保护提供理论指导,这是 PVA 工作的紧迫性所在。

PVA 对生物多样性保护有重要意义。通过 PVA,可以估计保护区所需面积大小(Soule 和 Simberloff,1986)。以前的保护区设计原则(Diamond,1975b)只能给出保护区越大越好的指导方针,并不能得出具体的保护区面积。本世纪初建立的保护区,只排除了人为活动对物种的影响,但并未考虑随机因素对物种灭绝的作用。而 PVA 就是研究随机因子对物种的影响,它能告诉我们,一定面积或一定大小的种群在一定时间内的存活概率,因此它是自然保护区设计的重要依据。PVA 还可分析出各种因素对物种灭绝的影响和物种存活的条件,从而为物种受威胁等级划分(Mace 和 Lande,1991)和具体的保护措施提供理论依据。目前,保护生物学有两个相对的发展趋势(Noss,1990):①特殊物种的个体生态学和种群生存力研究成为重点;②整个群落、生态系统、景观和地区作为保护关心的焦点。而探索灭绝过程和阐明物种存活的必要条件已成为保护生物学的中心课题(Shaffer,1990),PVA 则是研究灭绝的有力工具。PVA 是一种新的、正在发展的、涉及到复杂问题,而且其经验、实验和理论知识还不完备的技术。因而,还没有成熟的方法和可被广泛接受的准则。然而,PVA 正得到生物学家和野生生物管理者的承认和接受,并应用到保护实践中去。

参考文献

- Allendorf, F. W. and Leary, R. E. 1986. Heterozygosity and fitness in natural population of animal. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology: A Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland Mass.: Sinauer Associates, 57—76
- Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 35—57
- Berger, J. 1990. Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in Bighorn Sheep. *Conservation Biology*, 4(1):91—98
- Brown, J. H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography.

Amer. Nat. 105:467—478

Burgman, M. et al. 1992. Shrews in suburbia: an application of Goodman's extinction model. *Biological Conservation*, 61: 117—123

Diamond, J. M. 1975a. Assembly of species communities. In Cody M. L. and Diamond, J. M. (ed.). *Ecology and Evolution of Communities*. The Beckrap Press of Harvard University, 342—444

Diamond, J. M. 1975b. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* (7):129—146

Ehrlich, P. R. 1965. The population biology of the butterfly (*Euphydryas editha*) I, the structure of the Jasper ridge colony. *Evolution*, 19:327—336

Ehrlich, P. R. et al. 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. *Science*, 188: 221—228

Ewens, W. J. et al. 1987. MVP size in the presence of catastrophe. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 59—78

Frankel, O. H. and M. E. Soule. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press

Franklin, I. A. 1980. Evolutionary change in small populations. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary — Ecological Perspective*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 135—149

Gilpin, M. E. 1987. Spatial structure and population vulnerability. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 125—139

Gilpin, M. E. and Soule, M. E. 1986. Minimum viable population: the processes of species extinctions. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 13—34

Ginzburg, L. R. et al. 1990. Reconstructibility of density dependence and the conservation assessment of extinction risks. *Conservation Biology*, 4(1):63—70

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 11—34

Grumbine, R. E. 1990. Viable population reserve size, and federal lands management: a critique. *Conservation Biology*, 4(2): 127—134

Howe, R. W. and Davis, G. J. 1991. The demographic significance of "sink" population. *Biological Conservation*, 57: 239—255

Koenig, W. D. 1988. On determination of viable population size in birds and mammals. *Wildl. Soc. Bull.* 16: 230—234

Lacava, J. and Hughes, J. 1984. Determining minimum viable population levels. *Wildl. Soc. Bull.* 12:370—376

Lande, R. and Barrowclough, G. F. 1987. Effective population size, genetic variation,

- and their use in population management. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 87—123
- Ledig, F. T. 1986. Heterozygosity, heterosis, and fitness in outbreeding plants. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology: A Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 77—104
- Mace, G. M. and Lande, R. 1991. Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 5(2): 148—157
- Moore, N. W. 1962. The heaths of Dorset and their conservation. *J. Ecol.*, 50: 369—391
- Murphy, D. D. et al. 1990. An environment—Metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology*, 4(1): 41—51
- Newmark, W. D. 1985. Legal and biotic boundaries of Western North American national parks: a problem of congruence. *Biological Conservation*, 33: 197—208
- Noss, R. F. 1990. Can we maintain biological and ecological integrity? *Conservation Biology*, 4(3): 241—243
- Patterson, B. D. and Atmar, W. 1986. Nested subsets and structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 65—82
- Ralls, K. et al. 1986. Inbreeding in natural populations of birds and mammals. In Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology: A Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 35—56
- Reddingius, J. and Boer, P. J. D. 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia*, 5: 240—284
- Reed J. M. et al. 1986. Determining minimum population sizes for birds and mammals. *Wildl. Soc. Bull.*, 14: 255—261
- Richter-Dyn, N. and Goel, N. S. 1972. On the extinction of a colonizing species. *Theor. Pop. Biol.* 3: 406—423
- Roff, D. A. 1974a. The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 15: 259—275.
- Roff, D. A. 1974b. Spatial heterogeneity and the persistence of population. *Oecologia*, 15: 245—258.
- Samson, F. B. et al. 1985. On determining and managing minimum population size. *Wildl. Soc. Bull.* 13(4): 425—433
- Schonewald—Cox, C. M. 1983. Guidelines to management: a beginning attempt. In C. M. Schonewald—Cox et al (eds). *Genetics and Conservation*. Benjamin Cummings, Menlo Park, Calif. 415—445
- Seal, U. S. et al. 1990a. *Bali Starling Viability Analysis and Species Survival Plan Workshop Report*. Captive Breeding Specialist Group, Species Survival Commission/IUCN
- Seal, U. S. et al. 1990b. *Florida Key Deer Population Viability Assessment*. Captive Breeding Specialist Group, Species Survival Commission/IUCN
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31

(2):131—134

Shaffer, M. L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 69—86

Shaffer, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology*, 4(1): 39—40

Shaffer, M. L. and Samson, F. B. 1985. Population size and extinction: a note on determining critical population sizes. *Amer. Nat.* 125: 144—152

Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:473—511

Soule, E. M. 1987a. Introduction. In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1—9

Soule, M. E. 1987b. Where do we go from here? In Soule, M. E. (ed.). *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 175—183

Soule, M. E. and D. Simberloff. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserve? *Biological Conservation*, 35: 19—40

Suchy, W. J. et al. 1985. New estimates of minimum viable population size for grizzly bears of the yellowstone ecosystem. *Wildl. Soc. Bull.* 13(3):223—228

Thomas, C. D. 1990. What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes. *Conservation Biology*, 4(3): 324—427

WWF. 1990. *Importance of Biological Diversity*. WWF

第六章 岛屿生物地理学理论与生物多样性保护

韩兴国

1 引言

许多生物赖以生存的生境,大至海洋中的群岛、高山、自然保护区,小到森林中的林窗,甚至植物的叶片,都可以看成是大小、形状、隔离程度不同的岛屿。例如,湖泊可以看成是“陆地海洋”中的岛屿;林窗可以认为是“森林海洋”中的岛屿。MacArthur 和 Wilson 提出的岛屿生物地理学理论阐述了“岛屿”上物种的数目与面积之间的关系。该理论认为,由于新物种的迁入和原来占据岛屿的物种的灭绝,物种的组成随时间不断变化。当物种的迁入率和灭绝率相等时,岛屿物种的数目趋于达到动态的平衡。

按照岛屿生物地理学理论,我们可以得出下列结论:1)不论岛屿的面积多大,距离侵殖种(Colonizing species)源多远,都存在一平衡物种数;2)岛屿上物种的组成不断变化,并且只取决于物种的迁入和灭绝。

尽管研究每个物种的个体数目和它们的生物学活性更有生态学意义,平衡理论将物种基本上是作定性处理,即物种的存在与否。这对于研究岛屿上较小的生物(如土壤节肢动物、真菌、原生生物)无疑具有很大的优越性。但是,该理论认为决定岛屿物种平衡的主导过程是随机的,且对岛屿上所有物种都均等。此外,岛屿生物地理学理论没有考虑其它决定岛屿群落结构的重要生态学因素,如竞争、捕食、互惠共生和进化等,这在自然界是不存在的。不管这一理论存在着什么不足,它使生物多样性的研究由仅仅依据相关与比较方法进行描述,转向通过野外模拟试验来验证生物多样性形成的机制。岛屿生物地理学现在已经不只是局限于陆桥岛屿和海洋岛屿物种丰富度与面积关系的研究,它已经扩展到陆地生境岛屿的研究中去。

本文首先讨论了岛屿生物地理学理论的发展及其存在的主要问题,然后介绍了其在自然保护区和保护庇护所(Refuge)建立方面的应用。景观片断化是形成生境岛屿的重要原因之一。本文还就景观片断化的生物学后果从岛屿生物地理学的角度进行了探讨。

2 岛屿生物地理学理论

2.1 岛屿的概念

岛屿性(Insularity)是生物地理所具备的普遍特征。许多自然生境,例如溪流、山洞以及其它边界明显的生态系统都可看作是大小、形状和隔离程度不同的岛屿。有些陆地生境也可以看成是岛屿。例如,林中的沼泽、被沙漠围绕的高山、被农田包围的林地等。由于人类活动的影响,自然景观的片断化(Fragmentation)也是产生生境岛屿的重要原因(Curtis, 1956; Harris, 1984)。MacArthur(1972)将海洋岛屿分为“陆地桥岛屿(Land bridge islands)”和“真正的海洋岛屿(True oceanic islands)”。前者指过去曾经同陆地相连的岛屿。陆地桥岛屿上的物种数目曾经同其原来相连的陆地相同。但是,陆地桥岛屿由于地质的原因(如海平

面上升)被隔离后,其上的生物经历了与陆地生物不同的选择压力和进化过程。而真正海洋岛屿上的生物是从陆地经过一定距离的水域后逐渐迁入。所以,海洋岛屿也是研究陆地生物传播的理想场所。岛屿有以下几个重要特征:1). 岛屿比陆地和海洋简单;2). 地球上岛屿的数量要比大陆和海洋多;3). 岛屿的大小、形状和隔离程度都不同。岛屿的动物和植物区系对早期生态学思想的形成曾起了重要的作用。例如,1835年,当达尔文考察南美的 Galapagos 群岛时,他被岛上的动植物所吸引。他在日记中就提到岛屿在研究物种进化中的独特地位(Darwin, 1860)。

2.2 种—面积曲线

在气候条件相对一致的一定区域内,取样面积的大小和样地内所包含的物种数目密切相关。在面积大小不同的海洋岛屿中,某个分类群(Taxon)物种的数目也随着岛屿的面积的增加而增加。图1表示太平洋诸岛陆地和淡水鸟的种数同岛屿面积之间的关系。显然,岛屿面积越大,岛上的鸟类种数越多。

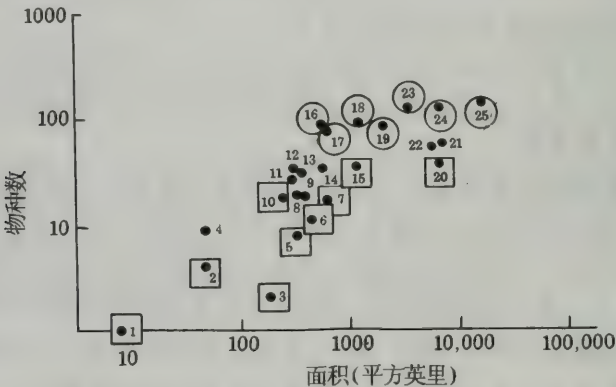


图1 (自 MacArthur 和 Wilson, 1963) 太平洋诸岛陆地和淡水鸟种数与岛屿面积之间的关系。□表示“近”岛和离“物种源”小于 500 英里的岛屿; ○表示“远”岛,即那些离“物种源”远于 2000 英里的岛屿;无标志者为中间距离的岛屿。(1) 威克岛(Wake), (2) 亨德森岛(Henderson), (3) 莱因群岛(Line Islands), (4) 库萨伊岛(Kusaie), (5) 图木图群岛(Tuamotu), (6) 马贵斯群岛(Marquesas), (7) 法属社会群岛(Society Islands), (8) 波纳佩岛(Ponape), (9) 马里亚纳群岛(Marianas Islands), (10) 汤加岛(Tonga), (11) 加罗林群岛(Caroline Islands), (12) 卑硫群岛(Pelew Palau Islands), (13) 圣克鲁兹(Santa Cruz), (14) 瑞奈尔群岛(Renell Islands), (15) 萨摩亚群岛(Somoa), (16) 凯伊群岛(Kei Islands), (17) 路易斯安得岛(Louisiades), (18) 澳属丹特卡斯托群岛(D'Entrecasteaux Islands), (19) 塔尼巴群岛(Tanimbar Islands), (20) 夏威夷(Hawaii), (21) 斐济(Fiji), (22) 新海布里第斯群岛(New Hebrides), (23) 布鲁(Buru), (24) 希兰岛(Ceram), (25) 索罗门群岛(Solomons)。

如果这一关系用一曲线表示,我们就可得到生态学中的所谓“物种—面积曲线”(Species—Area curve,图2)。

Grinnel 和 Swarth(1913)最早提出关于物种数目和山峰面积之间的关系。早期的其他生态学家做过不少关于物种及其个体数目和取样面积关系的研究(Arrhenius, 1921, 1922; Gleason, 1922, 1925)。Preston (1962a, b)将这一关系用 $S=CA^z$ 表示。必须注意,幂函数并不能描述所有物种的数目与面积之间的关系,有时,只将面积进行对数转换更好(May, 1975; Diamond 和 Mayr, 1976; McQuinness, 1984)。大多数情况下,物种数目和面积都进

行对数转换。该公式经过对数转换后,变为: $\text{Log}S=z\text{Log}A+C$ 。式中 S 是面积为 A 的岛屿上某一分类群物种的数目。参数 C 取决于分类类群和生物地理区域,其生态学意义不大。但是,Gould (1979)认为,只要种一面积曲线的 z 值相同, C 也是具有比较价值的。 z ,即经过对数转换后直线的斜率,尽管对于参数 z 的大小和生物学意义也引起过许多争论(Connor 和 McCoy, 1979; Martin, 1981; Sugihara, 1981),但其值在不同的生物类群之间和世界不同地区的同一分类群之间变化不大(见表 1)。

表 1. 岛屿上各种不同陆生植物和动物的 z 值(由公式 $S=CA^z$ 而来, S 表示物种数目, A 是岛屿的面积,计算时所取单位为平方英里)。

动物或植物	岛屿	z 值	资料来源
甲虫	西印度群岛	0.340	Darlington (1943)
蚁类	美拉尼西亚群岛	0.300	Wilson (1992)
两栖和爬行动物	西印度群岛	0.301	Preston (1962)
繁殖的陆地和淡水鸟	西印度群岛	0.237	Hamilton 等 (1964)
繁殖的陆地和淡水鸟	东印度群岛	0.280	Hamilton 等 (1964)
繁殖的陆地和淡水鸟	东—中太平洋群岛	0.303	Hamilton 等 (1964)
繁殖的陆地和淡水鸟	几内亚湾群岛	0.489	Hamilton 和 Armstrong (1965)
陆地脊椎动物	密西根湖岛	0.239	Preston (1962)
陆地植物	Galapagos 群岛	0.325	Preston (1962)
北方森林中的鸟	美国	0.165	Brown (1978)
北方森林中的哺乳动物	美国	0.326	Brown (1978)
浮游动物	美国纽约州湖泊	0.170	Browne (1981)
蜗牛	美国纽约州湖泊	0.230	Browne (1981)
鱼类	美国纽约州湖泊	0.240	Browne (1981)

该公式中, z 值的生物学意义很大。例如,当 $z=0.5$ 时,只需要将岛屿面积增加 4 倍即可将物种数加倍。但是,如果 z 值为 0.14,必须使面积增加 140 倍才能将物种数加倍。Darlington (1957)关于岛屿面积增加 10 倍,岛上的动物种的数加倍的结论,即是 $z=0.3$ 时的特殊情况。设 $S_1=CA^z$,那么,当岛屿的面积增加 10 倍, $S_2= C(10A)^z$,所以,

$$\frac{S_2}{S_1} = 10^z = 10^{0.3} \approx 2$$

此种情况也表示,如果原始生态系统只有 10%的面积保存下来,那么,该生态系统有 50%的物种丢失;如果 1%的面积保存下来,则该生态系统中有 75%的物种丢失。由上表可以看出,大部分分类群的 z 值介于 0.18~0.35 之间。当然,如果面积与岛屿的海拔高度和岛屿离大陆的距离有关,那么 z 值可能增加。同时,经过对数转换后, z 值还取决于我们所观测的目标是隔离种群(Isolate),还是样本(Sample)。在这里,隔离种群指组成一个生态群落的全部个体,而样本则是群落中的部分个体。一般说来,样本的 z 值要比隔离种群小。前者一般为 0.12~0.17,而后者则多介于 0.18~0.35 之间(Preston, 1962; MacArthur 和 Wilson, 1967)。种一面积曲线以及 z 值的狭窄范围主要是由于下列两方面引起的。其一是个体数目和面积近似直线关系,其二是个体总数和物种数目之间的关系非常接近对数正态分布,或者说物种的多度分布(Distribution of species abundance)是一对数正态分布曲线。对于种一面积关系机理的解释已有许多假说。例如,邬建国(1989)认为,至少有三种假说可用来解

释物种和面积之间的关系:生境多样性假说(Habitat diversity hypothesis),被动样本假说(Passive sampling hypothesis)和动态平衡假说(Dynamic equilibrium hypothesis)。

样本 z 值同隔离种群的差异是因为样本不能代表某个群落的全部物种。样本一般包含较少的物种数目和较高的种一个体比率,即有些物种中只有一个或几个个体。随着取样面积的增大,物种数不断积累,但新物种增加的频率不断下降,而物种中的个体数目增加。大多数的自然保护区或其它生境景观都可以看做是代表当地更大群落中部分物种的样本。因为景观生境中不可能含有所有类型的生境,所以,其内不是具有较少的物种数目,就是每个物种中只有几个个体。由于不同的物种表现出不同的游动性和传播能力,有些物种的隔离种群生境对其它物种可能是样本生境,例如,索罗门群岛上有的鸟类的 z 值仅为 0.025,表现出很强的游动性和传播能力,而有的物种的 z 值高达 0.38,表现出明显的隔离种群的特性(Diamond 和 Mayr, 1976)。

2.3 平衡理论

MacArthur 和 Wilson(1963, 1967)认为,岛屿生物种类的丰富程度完全取决于两个过程,即新物种的迁入和原来占据岛屿物种的灭绝(见图 3)。当迁入率和灭绝率相等时,岛屿物种数达到动态的平衡状态,即物种的数目相对稳定,但物种的组成却不断变化和更新。这就是岛屿生物地理学理论的核心。所以,岛屿生物地理学理论也称为平衡理论。邬建国(1989)对于 MacArthur 和 Wilson 学说的数学模型进行了阐述。

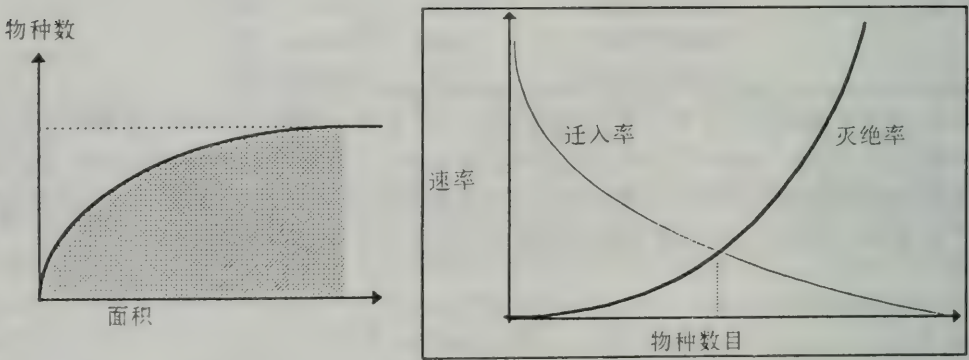


图 2 种—面积曲线示意图 图 3 岛屿物种数目同物种迁入率和灭绝率的关系

由上图可以看出,随着岛屿上物种数目的增多,物种迁入率下降,但灭绝率提高。因为任何岛屿上生态位或生境的空额有限,已定居的种数越多,新迁入的种能够成功定居的可能性就越小;而任一定居种的灭绝率就越大。因此,对于某一岛屿而言,迁入率和灭绝率将随岛屿上物种的丰富度的增加而分别呈下降和上升趋势。就不同的岛屿而言,物种的迁入率随其与陆地种库(Species pool)或侵殖体源(Colonist source)的距离增加而下降。生物多样性随岛屿面积增加而增加的现象称为“面积效应”。假定在某一陆地的边缘最新形成一排大小不相同,但距离陆地又相等的岛屿。从陆地迁入这些岛屿的物种的速率将是一样。但是,这些岛屿上物种的灭绝率则不相同。小岛屿上物种灭绝率要比大岛屿快,这是因为小岛屿有限的空间使得物种之间对资源的竞争加剧,允许容纳的物种数就相对较少,并且每个物种的种群数量也小。当迁入率与灭绝率相等时,总的物种数也小。许多西印第斯群岛的岛屿,包括

波多黎哥、古巴、牙买加等,就是一例。这些岛屿上爬行动物和两栖动物的多样性随面积增加而增加(Wilson, 1992)。另外就是“距离效应”,即岛屿离陆地和其它岛屿越远,其上的物种数目就越少。这是因为如果岛屿的面积相等,岛屿与陆地和其它岛屿之间的距离越远,其上的物种的迁入就越慢。距离是衡量岛屿隔离程度的重要指标,但对于陆地岛屿来说,绝对距离并非是决定岛屿隔离程度的唯一因素。这是因为,(1)动物在一年中不同的月份迁移的距离不同;(2)不同的物种迁移能力不同;(3)不同物种对于不同环境条件变化的反应和忍耐程度不同;(4)植物资源多样性和生境质量也影响物种的迁入。如果没有植物,动物则不能生存。

Wilson (1969)认为,区分不同的平衡是很有必要的。他指出,物种迁入某一地区后,四种不同的平衡状态连续在岛屿上发生。非互作物种平衡(Non-Interactive species equilibrium)在物种侵殖后立即开始。此时,新物种的迁入率正好等于原有物种的灭绝率。由于种群仍然很小,竞争、捕食等生物之间的相互作用可忽略不计。互作物种平衡(Interactive species equilibrium)在物种之间的相互作用成为决定物种生存的重要因素后即开始。此时,物种的总数变小,物种组成继续变化,直到稀有种进入到岛屿中去。在这个过程中,生命周期长及那些最适合岛屿特定环境条件的物种数目将增加。在此之后,选择性物种平衡(Assortative species equilibrium)逐渐变为这一阶段的主要平衡力量。如果群落能存在足够长的时间,群落中的不同成员从遗传上互相适应或适应其周围的环境,此时,物种之间将达到进化物种平衡(Evolutionary species equilibrium)。

对于物种迁入率和灭绝率的估算可用下列随机模型:
$$X = \frac{11.6S}{t_{0.90}}$$

式中X是在平衡状态某一类群生物的灭绝率或迁入率;S是此类物种达到平衡时的平均物种数; $t_{0.90}$ 是当达到平衡态物种数目90%时所需要的时间(年)(MacArthur和Wilson, 1963, 1967)。但在实际工作中,迁入率和灭绝率的直接测定很困难。一般主要有两种间接方法:(1)测定相似岛屿上物种的数目差异,然后再根据单个岛屿随机模型估算迁入率和灭绝率;(2)利用相似岛屿物种组成的差异,推算迁入率和灭绝率。

要取得准确的迁入率和灭绝率以及物种周转率,必须对岛屿进行频繁的取样。Strong (1979)注意到,同物种的总数相比,灭绝的物种数相对较少。因此,如果取样频度不够,即取样的时间间隔太长,某个物种的不存在可能是由于取样误差所致,并非真正的灭绝。Schoener(1974)建议,必须通过实验的方法确定岛屿群落是否达到平衡状态。

2.4 岛屿生物地理学理论的验证

自从岛屿生物地理学理论提出以后,许多科学家在多种生物类群对其进行了验证。这些生物类群包括:鸟(Diamond, 1969),鱼(Browne, 1981),哺乳动物(Brown, 1971),植物(Heatwold和Levins, 1973),节肢动物(Rey, 1981),原生动物(Cairns等, 1969),纤毛虫(Have, 1987),轮虫和双鞭甲藻(Dickerson和Robinson, 1985),植物叶片真菌(Andrews等, 1987; Kinkel等, 1987),分解树木枯枝的真菌(Chapela和Boddy)以及土壤真菌(Wildman, 1987, 1992)。Gilbert(1980)指出,验证该理论的合理性和应用的可行性时,必须同时满足下列三个标准:(1)显著的物种数目和岛屿面积之间的关系;(2)种丰富度的平衡状态;(3)可测得出的种的周转率。但是,大量关于验证平衡理论的文章却很少符合上述3个标准。有的甚至对实验数据得出错误的解释和结论(Gilbert, 1980)。

1917 年 Howell 发表了关于美国南加州沿岸几个岛屿上鸟类的报告。约 50 年后, Diamond(1969)对这些岛屿的鸟类进行了重新调查。他发现:(1)所有岛屿上的鸟同邻近陆地上的类群不完全一样。例如,山雀(*Chamaea fasciata*)是陆地矮橡林(Chaparral)生态系统中最普遍的鸟,尽管该生态系统是所有调查岛屿上最主要的生态系统类型,但所有岛屿上都没有该种山雀;(2)经过 50 年的时间,大约有 30% 的鸟类灭绝;(3)新迁入的鸟的种类数量同灭绝的几乎一样;(4)尽管物种组成不同,但这些岛屿上的物种数目经过 50 年几乎无变化。这一发现同平衡理论的预测是一致的。

为了验证岛屿生物地理学理论,美国科学家 Simberloff 和 Wilson(1969a, b, 1970)于 1966 年在佛罗里达州设计了如下研究。他们选择了四个生长着红海榄(*Rhizophora mangle*)的“小岛屿”,其中一个小岛屿离另一个大岛只有 1 米,另一个岛屿离陆地 533 米,还有两个分布在中间。首先,他们将小岛上所有的物种,从红海榄叶片、树皮到淤泥通过照相和采集标本等都作了记录和分类。这样,这些岛上的物种数目就得到了测定。然后,他们将整个小岛用尼龙网罩住,再用溴甲烷熏蒸,杀掉所有的节肢动物(蜘蛛、蟋蟀、甲虫等)。经过两年的详细观察,他们对各种节肢动物类群的迁入率和灭绝率进行了测定。研究结果表明:①距离大岛最近的小岛上的物种数目最多,而最远的则最少;②熏蒸后几天物种就开始迁入熏蒸过的岛屿。在不到一年的时间里,岛上的动物重新回到了熏蒸前的水平;③由于迁入率和灭绝率的经常变化导致平衡态种群的变化。有的物种占据某一岛屿一二月后即消失,新的物种迁入。这也就是说,当迁入率和灭绝率相等时,总的物种数目基本上不变,但物种的组成却是经常改变的;④不同类群的生物的迁入率和灭绝率不同,蜘蛛的灭绝率最高,而螨类的迁入速度最慢。蟋蟀、蚂蚁等占据空岛最快,而蜈蚣、马陆等两年后仍然没有再返回岛上去。他们的研究不仅在一定程度上证明了岛屿生物地理学理论,也为实验生态学的发展开拓了新的研究领域和方法。对于陆地岛屿,距离效应则相对削弱。Vuilleumier(1970)研究了北安第斯高山岛屿的鸟类数量同岛屿面积和隔离程度的关系。他发现,岛屿的面积和隔离程度都影响鸟类物种的数目,但距离效应并不明显。

2.5 物种侵占岛屿后的变化

决定物种在岛屿上命运的重要因素之一是物种到达岛屿以后的变化。当一个物种占据某个岛屿后,在一定时间内该物种将具有很高的繁殖率。以后,由于新的选择压力的作用,该物种就会在一定程度上由 K 选择对策变为 r 选择对策,但很快又回到 K 对策。新的环境条件将决定该物种的选择方向。为方便起见,我们可以把占据该岛屿的物种变化分为相互重叠的三个主要时期:第一阶段是“建立种效应(Founder effect)”。Mayr(1942, 1963)曾经利用“建立种原则(Founder principle)探讨殖民种群(Colonizing population)的随机遗传学效应。所谓建立种原则,简单地说是指一个传播体(Propagule)比其母种群(Mother population)含有的基因少。这是因为,建立种的等位基因数量相对较少,并且每个等位基因的适合度(Fitness)是部分地由其遗传环境决定的,那些不同于母种群的基因将被选择。尽管同其母种群相等的遗传变异将逐渐得到恢复,但其遗传组成则同母种群相差甚大。Mayr 曾用这一假说解释相似环境条件下岛屿同种种群(Conspecific population)遗传变异的现象,如遗传变异的丢失和纯合水平的提高。Dobzhansky 和 Povollovsky(1957)曾利用果蝇(*Drosophila pseudoobscura*)研究种群大小对后代种群遗传变异的影响,其结果部分地证明种群越小,其后代的遗传变异越大。但是,MacArthur 和 Wilson(1967)认为,建立种效应在岛屿种群中可

能不能非常重要。从理论上说,某个岛屿上物种数目少并不意味着岛屿上物种的个体数量少。岛屿物种贫乏的原因是由于较低的迁入率和侵入能力(Invasibility)共同作用的结果。如果某个物种在每代有几个个体迁入某个岛屿,新的遗传变异就不断注入到建立种群中去,从而削弱随机遗传效应。第二阶段是物种对于新环境的适应。主要表现在以下几个方面。(1)植物果实的加大和昆虫翅膀的退化;(2)由于岛屿边缘的环境条件相对不稳定,许多物种领地缩小且逐渐向岛屿内部退缩。这种想象在太平洋岛屿中十字花科植物(Carlquist, 1966)和蚁类种群(Wilson, 1959)中已经得到证实;(3)物种丰富的岛屿,物种多分布于特定的环境中。种群一般较小。因此,其繁殖能力降低。除了以上几种主要原因外,当物种进入新的环境后,由于“特征置换(Charater displacement)”(Brown 和 Wilson, 1956)作用,其行为发生变化。所谓特征置换是指由于杂交和竞争作用,两个相近的物种一起比他们分离时产生后代的表现型差异更大的现象。由于特征置换作用,当两个相近的物种进入某个岛屿后,如果一个物种的种群比另一个物种的种群大得多,那么,由于大种群会逐渐置换小种群的特征,小种群绝迹的可能性就大得多。相反,如果一个物种侵入只有几个物种的遥远岛屿,那么,该物种同其它物种之间的相互作用就减弱,所占有的生境的范围扩大,出现形状特征变异的幅度增加。这种现象称为“特征释放(Character release)”(Van Valen, 1965)。外来昆虫在岛屿上发生特征释放的现象已有许多报导(Simberloff, 1984)。第三阶段是物种分化(Speciation)和向四周辐射(Radiation)。理论上讲,如果有足够的进化时间,进入岛屿的物种最终将形成新的物种。但是,由于物种的周转(Species turnover),对岛屿蚁类(Wilson, 1961)和鸟类(Mayr, 1965)的研究结果表明,岛屿上特有种的数量同岛屿面积成正相关。这是因为,迁入岛屿的物种一旦进化到物种水平,该岛屿就产生同域种群(Sympatric population),它就会逐渐向四周邻近的岛屿迁移,这一现象称为适应性辐射(Adaptive radiation)。适应性辐射的结果是减少岛屿中特有种的数目。在面积较小或离陆地和其它岛屿较近的岛屿中,由于较强的竞争作用,适应性辐射表现的更明显,因此,形成特有种的数目少。

2.6 平衡模型的主要不足

第一,迁入率和灭绝率曲线的确切形状无法估计,因此,难以对某个时期的种群做出准确的估计。该理论缺乏预测性。

第二,在模型中,平衡态物种的数目是由迁入率和灭绝率决定的。这样的假设过于简单化。在实际研究中有时难以区分这两个过程。例如,某一种鸟暂时路过某个岛屿,我们能称之为迁入吗?如果是的话,当它离开该岛时,我们是否可以称之为灭绝呢?再者,有时某种生物的许多个体迁入某个岛屿,但如果它们找不到配偶,也是很快会灭绝的。

第三,对于不同的动物类群、不同岛屿或者同一岛屿的不同时间来说,迁入率和灭绝率曲线是不同的。另外,灭绝率曲线还受物种遗传学机制的影响。例如,物种的稀有性影响基因频率,所以不仅生态学因子影响灭绝率,遗传学原因也是导致物种灭绝的因素。

第四,平衡理论将物种的迁入和灭绝看成是相互独立的过程,但实际上并非完全如此。同种个体的不断迁入以及伴随着的遗传变异能力的增加,均可减少岛屿种群的灭绝。

第五,平衡理论认为岛屿上物种存在的数目主要是由迁入率和灭绝率决定的,忽视了其它物种互作关系(如竞争、捕食、互惠共生、寄生)等调节群落结构的作用。

第六,岛屿生物地理学理论的另一个缺陷是它假定同一个分类群内不同的种之间的迁入率和灭绝率是一致的。但是,同一分类单位的不同种之间其扩散能力和灭绝脆弱性是不同的。

的(Diamond, 1972)。

3 岛屿生物地理学与自然保护区的建立

3.1 自然保护区或保护庇护所作为岛屿

许多自然保护区由于受人类活动的影响已经或正在成为生境岛屿。由于自然保护区被其它生态系统,如农田、草地和其它人类活动场所(如道路)所包围,因此,它们可以看作是大小不一、形状各异、边界明显的生境岛屿。必须注意,陆地生境岛屿和海洋岛屿存在着明显的区别。其主要表现在陆地岛屿周围的生境中有哺乳动物、鸟和其它生物类群,它们能够比较自由地进出这些陆地岛屿。而海洋岛屿则是被水包围,陆栖生物要迁入或扩散到岛屿上去,必须克服水的屏障作用,因此,迁入的成功率显然要低得多(MacArthur, 1972)。当然,有些自然保护区或保护庇护所是在受到破坏的自然生态系统的剩余斑块(Remnant patch)上建立起来的。如果剩余斑块的隔离程度大,有些传播能力差的物种的迁入也会受到阻碍。例如,有些较小的生物(如无脊椎动物)(Mader, 1984)和鸟类(Saunders 和 de Reberia, 1991),穿过 100 米的隔离也很困难。所以,有的保护区也表现一定程度的海洋岛屿特性。因此,岛屿生物地理学理论为研究保护区内物种数目的变化和保护的目標物种(Target species)的种群动态变化提供了重要的理论依据。对于岛屿生物地理学理论与自然保护区的建立,曹坤芳(1989)已有专文论述。

3.2 保护区地点的选择

为了保护生物多样性,应首先考虑选择具有最丰富物种的地方作为保护区。另外,特有种、受威胁种和濒危物种也应放在同等重要的位置上。Gilbert(1980)特别强调了关键互惠共生种(Keystone mutualist)保护的重要性。他认为,有些生态系统(如热带森林)中的动物(蜜蜂、蚂蚁、蝙蝠)等是多种植物完成其生活史必不可少的。因为它们在一年的不同时间为不同的植物传粉和传播种子,所以,被称为流动联接种(Mobile links)。由于这些植物也是流动联接种食物的主要来源,所以,支持流动联接种的植物又称为关键互惠共生种。关键互惠共生种的丢失将导致流动联接种的灭绝。在选择保护区时,保护区内应有足够复杂的生境类型,保证关键种,特别是关键互惠共生种的生存。值得注意的是,如果保护区是原始植被的剩余斑块,应尽可能多的将周围人们已经利用的部分(如农田或草地)包含在保护区内。保护区建成后,通过减少人为干扰,这些地区会逐渐恢复为地带性植被,从而提高保护区的质量。这是因为,原始植被的破坏并不是一个随机的过程(Usher, 1987)。土壤肥力条件和植被生长好的地方一般最先被破坏,剩余的部分往往是质量较差的地方。

3.3 保护区的面积

曹坤芳(1989)认为,保护区的面积应根据关键种的种群密度,对生境多样性的要求,遗传上的要求以及物种的生物学特性来确定关键种能够维持生存的种群数量,及其所需面积。不同的物种需要不同的领地范围。啄木鸟需要 10km^2 的领地即可,而山狮则要求 400km^2 (Seidensticker 等, 1977)。此外,保护区周围的生态系统与保护区的相似性也是保护区面积确定时所要考虑的。如果保护区被相似的生态系统包围,其面积可小一些,反之,则适当增加保护区的面积(曹坤芳, 1989)。Noss 和 Harris(1986)认为,对于保护区面积确定的关键问题是,我们对于保护的目標物种的生物学特征往往并不十分清楚。因此,保护区的面积确定必须在充分了解物种的行为(Karieva, 1987; Merriam, 1991),传播方式(Mader, 1984;

Merriam, 1991; Quinn 和 Hastings, 1987; Gentry, 1986), 与其它物种的相互关系和在生态系统中的地位(Gilbert, 1980; Pimm, 1986; Pimm 等, 1988; Pimm, 1992)等的基础上才能进行。Pickett 和 Thompson(1978)提出“最小动态面积”(Minimum dynamic area)的理论可以作为保护区面积确定的参考。所谓最小动态面积是指能够包含较复杂的生境类型和植被演替阶段,并能满足受保护物种和其相互作用物种正常活动的保护区的面积。

3.4 保护区的形状

Wilson 和 Willis(1975)认为,保护区的最佳形状是圆形,应该避免狭长形的保护区。虽然岛屿生物地理学理论不能直接预测什么形状的岛屿最好,但当我们考虑边缘效应时,狭长的保护区不如圆形的好。因为,圆形可以减少边缘效应,而狭长形的保护区造价高(如围栏时,狭长的保护区会因为边缘的长度提高造价)。另外,狭长的保护区受人为的影响也大(如人的进入)。保护区的形状对真正的岛屿可能不重要(Blouin 和 Connor, 1985),如果狭长的保护区包含较复杂的生境和植被类型,狭长形保护区反而更好。

3.5 一个大保护区还是几个小保护区好?

关于一个大的保护区好还是几个小保护区好(也称为 SLOSS, 即 Single Large or Several Small)的问题曾是 70 年代争论的焦点之一(Gilpin 和 Diamond, 1980; Higgs, 1981; Margules 等, 1982; Simberloff 和 Abele, 1976a, b; Simberloff 和 Abele, 1982; Zimmerman 和 Bierragaad, 1986)。岛屿生物地理学理论对此持中性态度。大多数的研究认为,一个大的保护区比几个小保护区好。这是因为大的岛屿含有更多的物种。由于保护区的隔离作用,保护区内的物种数可能超出保护区的承载力,从而使有些物种灭绝。这种现象称为“物种松弛(Species relaxation)”(Harris, 1984; Miller, 1978; Miller 和 Harris, 1987)。Kar (1971)认为小岛屿上的物种密度较大的原因是因为缺少物种之间的竞争造成的。

一般来说,那些完全依赖于当地植被、需要大的领地和种群密度较低的物种很容易在小的保护区内灭绝(Harris, 1984)。但是反对者认为,小保护区虽然容易发生物种的局部灭绝,但却使物种能在相对大的范围内得到保护(Quinn 和 Hastings, 1987; Higgs, 1981)。因为,如果将一个大保护区分成许多面积较小的保护区后,有利于提高生物避免灾难性突发事件(例如,火灾、传染病)的能力。小的岛屿具有生境的多样性,保护的物种会更多。保护区内不同大小和演替阶段的斑块应是保护区建立要考虑的重要方面。特别是保护区内微生境岛屿的大小分布和时间、空间变化动态更是必不可少的(Pickett 和 Thompson, 1978)。

3.6 保护区之间的连接和廊道

一般认为,几个保护区通过廊道连接起来,要比几个相互隔离的保护区好(Simberloff 和 Cox, 1987)。这是因为,物种可以廊道为踏脚石岛(Stepping Stone Islands),不断地进入保护区内,从而补充局部的物种灭绝。Hubbell 和 Foster(1986)认为,邻近岛屿中物种的迁入是热带森林生态系统物种多样性得以维持的重要机制之一。特别是那些需要领地较大的物种,在单个小的保护区内不能维持其存活种群时,廊道为扩大这些物种的领地面积提供了条件。廊道还增加了整个保护区的美感(Fahrig 和 Merriam, 1985; Forman, 1987; Noss, 1987; McClintock 等, 1977)。廊道还可以避免近交衰退(Harris, 1984)。但是,廊道有助于传染病的传播和蔓延、火灾的扩散以及捕食动物的引入等(Simberloff 和 Cox, 1987)。

3.7 景观的保护

对于保护区的建立,大多数的研究主要考虑遗传多样性和物种多样性,而忽视了更高水

平的保护。许多学者现在倾向对整个群落的保护。而景观水平的探索和研究越来越引起人们的重视。这是因为,只有保护完整的景观,才能达到濒危物种、生态型多样性和等位基因多态性(Allelic Polymorphism)、所有的当地脊椎动物、未知的物种和过程的保护(Harris, 1984)。从古生态学的角度来说,保护整个群落也比仅保护单个物种优越(Hunter 等,1988)。

4 岛屿生物地理学与生境片段化

4.1 片段化生境的特点

由于生态系统片段化是形成生境岛屿(Habitat islands)的重要原因之一,有必要对其进行简要讨论。对这一问题感兴趣的读者可以参考 Saunders 等(1991)的文章及其文中所列文献。生境片段化包括两方面的内容。其一是总生境面积的降低;其二是剩余地区重新分布为非连续的碎片。前者直接影响种群的大小和灭绝率,而后者主要影响扩散和迁入率(Wilcove 等,1986)。生境片段化对物种的影响取决于物种利用生境行为(Karieva, 1987)。生境片段化的最普遍结果是生境异质性的损失。单个碎片缺少原来未受破坏生境的异质性。例如,假定某个生态系统中有一个小湖或小土丘,片段化后的生境中就可能缺少这些成分。当一个物种需要几种生境类型时,片段化使物种不能迁移。陆地景观的片段化还会影响景观内的水生生态系统及其内的生物,造成生物的绝灭。Townsend 和 Crowl(1991)的研究表明,上游景观的片段化,使得黄鳟(*Salmo trutta*)大量侵入退化的生境,从而造成当地鱼(*Galaxias vulgaris*)种群的下降。片段化后的另一结果是生境碎片之间生物的作用,从而导致物种的灭绝。例如,小生境中鸟巢被其它生物破坏及遭受寄生病的可能性加大。片段化能改变群落中许多重要的生态关系。如捕食—猎物,寄生物—寄主,植物—传粉者,及共生关系等(Harris, 1984)。一般认为温带群落比热带群落抵抗片段化的能力要强。这是因为,温带群落中物种的密度大、分布范围广、扩散能力强。这些属性使温带物种能适应于较小生境下生存和维持。虽然温带物种局部灭绝率高,但是物种较高的漫游性(Vagility)有助于物种的再迁入(Brown 和 Koldric—Brown, 1977)。另外,温带生境的破坏甚至比人们对它的认识还早,很多物种早已不复存在,造成剩余物种受片段化影响很小的假象。

4.2 片段化对生态系统的影响

生境发生片段化后,片段状生境的物理、化学和生物学因素都发生一系列的变化。第一,片段生境的能量平衡明显不同于全部被茂密的植被覆盖的景观。例如,农田生态系统取代自然植被后,由于到达地面的太阳辐射增加、地表反射率的改变和夜间地表再辐射的增加,地表及土壤表层的温度日较差变大,植物遭受霜害的可能性增加(Saunders, 1991)。森林砍伐后,剩余斑块边缘的温度升高。虽然对于生境岛屿边缘太阳辐射增加和温度升高的生物学效应不清楚,但有的研究表明,有的物种可能很快侵占边缘,从而改变其物种组成。例如,Lovejoy 等(1986)发现,热带森林片段化后,边缘 10—25 米的条带内藤本植物蔓延。这种现象在温带地区也有报道(Gysel, 1951)。养分循环过程可能受到温度升高、土壤微生物区系的变化、土壤无脊椎动物活性的降低和凋落物分解速率改变的影响(Klein, 1989; Park, 1989)。另外,边缘温度的升高还能影响物种之间的相互关系,如竞争、寄生和捕食关系等(Geiger, 1965)。第二,景观片段化的另一个明显作用是片段生境受风的影响加大。风的直接影响包括对植被的机械损伤和增加植被的蒸散。风还会对植被产生间接影响。外来种的传播体可能通过风携带到剩余斑块中,从而产生难以估量的潜在影响(Hobbs 和 Atkins,

1988)。第三,景观片断化影响生态系统的水分循环。由于蒸腾和蒸发率的改变和拦截雨的减少,土壤水分含量变化幅度加大,地表迳流增加。表土的流失可能导致河流的淤积。水分循环的改变还能引起外来物种的侵入、影响凋落物分解速度和土壤动物的活动等(Peck 和 Williamson, 1989; Kapos, 1989; Sharma 等 1987; Saunders 等, 1991)。第四,生境片断化影响物种种群迁入率和灭绝率。Wiens(1985)以及 Pickett 和 White(1985)认为,景观片断化主要通过影响生物的生存空间、多度、片断的占据率、个体增补率(Recruitment)等影响种群的灭绝。Picton(1979)通过对美国罗基山脉北部 24 个半隔离陆地岛屿上 10 种主要食草动物的分布的研究发现,草食动物的灭绝同生境的片断化程度有关。由于物种对生境片断化反应的敏感性不同,对生境要求专性强的物种一般只占据某个地区的部分斑块类型。如果这些物种的主要活动范围是斑块的内部,那么,由于片断化生境的边缘效应,适应这些物种的生境会越来越小。因为个体较大的物种需要较大的生活空间,并且它们的繁殖率一般相对较低,所以,单位面积内的个体数目较少。对于定居型物种(Sedentary species),传播距离近的物种或个体增补率(Recruitment rate)低的物种发生局部灭绝后,斑块再被占据的频率降低。另外,片断化后生境的专性化(Habitat specialization)程度提高和物种密度的降低还会进一步降低斑块的被侵占率。片断化生境对于环境随机因素的抵抗能力下降。生境专性化、随机因素以及物种丰富度的降低都会提高物种的灭绝率。有些物种的局部灭绝可能通过涟漪效应(Ripple effect)导致其它与其相互作用物种的丢失。例如,大的捕食动物的灭绝将使得猎物的种群密度增加,由于猎物之间竞争强度的增加,而导致其灭绝(Wiens, 1985; Vrijenhoek, 1985; Hansen 等, 1991)。

4.3 片断化对种群遗传变异的影响

由于生境的片断化,种群变小。种群小型化将直接影响种群的遗传变异。种群遗传变异的改变可以用公式: $\% = \left[1 - \frac{1}{2N}\right] 100$ 表示。式中 N 表示现存种群的个体数。如果某一大种群降低到只有 10 个个体,其变异只是原种群的 95%。如果降到 50 个个体,其变异则是原种群的 99%。种群小型化将使得物种发生近交的可能性增加。所谓近交(Inbreeding)是指由于亲属之间的交配使共同祖先的基因在后代中集中表现的过程(Wright, 1969, 1977; Miller, 1979; Harris, 1984)。因为后代可能从祖先那里接受完全相同的等位基因,近交的结果是减少后代的遗传变异、降低杂合性(Heterozygosity)以及引起有害隐性等位基因的表达,从而降低其适合度。在动物中,这主要表现在胎儿存活力(Fetal Survivorship)、新生儿(Neonatal)和幼儿(Juvenile)存活力、竞争力(Competitive ability)和育性(Fertility)及生殖力(Fecundity)的下降。这种现象称为近交衰退(Inbreeding depression)。同族交配(Consanguineous mating)导致胎儿死亡的现象在人工饲养和驯养动物中已有报道。例如,近交降低鸟的孵化率(Wright, 1977);人以及有蹄动物的幼儿成活率因为近交而下降的现象早已被人们发现(Ralls 等, 1979)。近交引起动物繁殖能力下降的例子也很多(Wright, 1977)。近交衰退的程度主要取决于潜在有害基因、内禀杂合性(Intrinsic heterozygosity)、种群生存的环境条件和物种的繁殖能力等因素。一般说来,繁殖率高、繁殖速度快、选择压力大、潜在有害基因少的种群抵抗近交衰退的能力较强(Nei 等, 1975; Wright, 1977; Senner, 1980)。

4.4 片断化对种群存活力的影响

对于小种群,即使在没有选择和突变的情况下,基因频率每代都发生变化。基因频率变化的结果是杂合性的丢失。岛屿生物地理学理论还可以应用于“最小存活种群(Mimum viable population, MVP)”的测度。估计最小存活种群的方法称为“种群脆弱性分析(Population vulnerability analysis, PVA)”。所谓最小存活种群是指在一定时间范围内某一物种所能维持其存活状态的最小个体数目(Gilpin 和 Wilson, 1986; Shaffer, 1981; Grumbine, 1990; Soule, 1987; Soule 和 Simberloff, 1986)。Shaffer(1981)将最小存活定义为:在遗传特性、环境因素和种群自身的随机变化存在的情况下,物种能够以 99% 的概率存活 1000 年的种群数量。Gilpin 和 Wilson(1986)认为,种群表现型(Population phenotype, PP)、环境(Environment, E)和种群结构及适合度(Population structure and fitness, PSF)是进行种群脆弱性分析所要考虑的三个重要部分(表 2)。

表 2 种群脆弱性分析涉及的主要内容

领域	组成部分
种群表现型(PP)	形态:大小、形状和格局的差异,地理及时间的差异。 生理:代谢作用、代谢效率、繁殖及抗病性。 种内与种间行为:交配与繁殖、种间相互作用。 分布行为:扩散、迁移及生境选择。
环境(E)	生境数量。 生境质量:资源丰富度、相互作用物种的丰富度(例如,竞争者、捕食者等)、干扰(包括持续时间、频率和时间尺度等)。
种群结构与 适合度(PSF)	空间分布动态:斑块分布、异质种群(Metapopulation) 结构与片断化。 年龄结构。 大小结构。 性别比。 饱和密度。 增长率以及种群内个体之间、某一斑块内和斑块之间种群增长率的变异。

以上所列各个组成部分不仅有助于我们分析和研究“真正”岛屿上物种的“种群脆弱性”,而且也有利于我们预测由于人为破坏造成自然生境岛屿化后物种的灭绝。例如,生境的损失将使得种群个体数目和分布范围都变小,降低种群的杂合性、降低生境质量、改变种群的性别比和年龄结构等,其结果是加速了种群的灭绝。

在进行种群脆弱性分析时,有必要引进有效种群的概念。有效种群是在种群波动中平均生育个体的有效数量。有效种群的估计要考虑到一雄多雌的性配体系和不均等的性比对繁殖、遗传的影响。当性比不对称时,有效种群的计算一般采用如下

$$\text{公式: } N_e = \frac{4 \cdot n_m \cdot n_f}{N}$$

式中 N , N_e , n_m , n_f 分别表示种群中总的个体数量(其中 $N = n_m + n_f$)、有效种群的数量、育龄雄性和育龄雌性的数量。种群的波动也影响有效种群的大小。在生态系统遭受周期性的变化和其它压力的时候,种群的波动是常见的。当每代种群的数量随时间波动时,该种群的有效数量(N_e)则是每代有效数量的平均数。即,

$$\frac{1}{N_0} = \frac{1}{t} \left[\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right]$$

比如,一个由 1000 个个体组成的种群,由于某种原因,该种群突然下降到 50 个个体,如果每 10 年发生一次这样的波动,那么这个种群的有效数量就是 345 个,而不是 1000。这是因为,

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{10} \left[\frac{9}{1000} + \frac{1}{50} \right],$$

$N_e \approx 345$ (曹坤芳, 1989)。许多人认为 (Lande 和 Borrowclough, 1987; Dawson 等, 1987), 50 个个体是生物种群存活的最小有效种群, 而 500 个个体是生物永久生存的有效种群。有人称 50/500 为“魔数 (Magic number)” (Wilcox, 1986)。这一数字由 Franklin (1980) 最早提出, 并得到了许多人的支持 (Soule, 1987)。这一数字的提出是基于下列考虑: 一般认为, 在没有显性变异的情况下, 加性变异 (Additive variance) 的损失率同生物的杂合性损失的速度是一致的, 即杂合性以每代 $\frac{1}{2N_e} = 1\%$ 的速度减少。对大多数的生物来说, 在短期内每代损失

1% 的变异是允许的。所以 $\frac{1}{2N_e} = 1\%$, $N_e = 50$ 。但如果要使生物长期存活, 杂合性的损失率不能高于 0.1%, 即可加性变异的丢失率不能超过生物每代通过基因突变所获得的变异。如果 $\frac{1}{2N_e} = 0.1\%$, $N_e = 500$ 。但是, Soule (1987) 指出, 用具体数字估算最小件等包含在估计

MVP 的模型中。同时, 大部分的模型都假定种群随机交配、世代不重叠、后代随机分布以及雌雄个体数目相等, 而这些在自然界中是不存在的。只考虑有效种群的数量是很片面的, 因为岛屿 (或自然保护区) 的面积、形状、景观异质性、其它物种的存在与否等对物种的存活也很重要。另外, 即使在初始种群很小的情况下, 某些物种也可能存活多代。在环境条件稳定的情况下, 小种群不仅能存活, 而且也能通过突变而逐渐增加种群的变异 (Bonnell 和 Selander, 1974)。

4.5 片断化对生物多样性影响的研究实例

Lovejoy 等 (1984; 1986) 的研究为我们分析生境片断化对生物多样性的影响提供了令人信服的证据。70 年代, 巴西政府规定, 亚马逊地区热带森林的所有者可以只保留 50% 的森林不受破坏, 其余 50% 的森林可以砍伐后改为农田或草场。这样, 这一地区就形成了许多从一公顷到一万公顷不等的多个“岛屿”。该实验将要进行到下一个世纪。到目前为止, 他们的实验已经得到了非常具有说服力的结果。他们发现, 森林岛屿越小, 物种的消失就越快。物种消失的主要原因是因为森林片断化后产生的“边缘效应 (Edge effect)”。由于森林的片断化所形成的“岛屿”内条件变得恶劣, 例如, 风的影响使林内变得干燥, 森林深处的喜湿的蝶类迁出, 取而代之的是喜光、喜热型的蝶类。作为兰科和其它几种植物传粉者的多种蜜蜂甚至在面积为 100 公顷的“岛”上也难以找到。许多种鸟的密度在 1—10 公顷的“小岛”中减少。他们在 7 个这样的“岛”中撒网 12000 网时 (Net hours) 才捕获 20 只鸟。虎猫 (Margay cat)、美洲虎 (Jaguar)、美洲狮 (Puma) 等大型哺乳动物不见了。大型哺乳动物和鸟类的消失使得依靠这些动物粪便为生的甲虫不能生存。从这些结果可以看出, 由于物种在食物链中的特殊地位, 一个物种的消失必然导致许多物种的灭绝。

5 小结

岛屿生物地理学理论阐述了居住岛屿的生物类群的数目与物种迁入率和灭绝率之间的

定量关系。该理论认为,岛屿上物种的数目取决于物种迁入岛屿的速率和定居岛屿的物种的灭绝率。自然保护区和片断化的生态系统都可以看成是大小、形状和隔离程度不同的生境岛屿。因此,岛屿生物地理学理论为生物多样性的保护提供了非常重要的理论依据。由于该理论的局限性,仅仅根据岛屿生物地理学理论进行生物多样性的保护是远远不够的。生物的生存除了受物种本身生物学特性的影响外,环境因素、遗传因素和生物之间的相互作用也对生物的分布、繁殖、扩散、迁移、种群调节、适应等产生非常重要的影响。这些也是生物多样性保护必须考虑的因素。种—面积关系和岛屿生物地理学动态平衡学说在自然保护区设计中的应用是很不可靠的,甚至是危险的。种群生态学、遗传生态学、群落生态学、生态系统生态学和景观生态学方面的理论和方法对于生物多样性保护的指导意义更大(邬建国,1989)。食物链理论(Pimm, 1988, 1992)对于生物多样性的保护具有重要的参考价值。

由于岛屿生物地理学理论起源于陆地桥岛屿和海洋岛屿生物多样性的研究,所以,应用该理论对陆地生境岛屿进行研究时必须谨慎。此外,验证岛屿生物地理学理论的研究多在动物中进行,很少涉及岛屿生境的植物与岛屿面积、物种迁入率和灭绝率之间的关系。

但是,岛屿生物地理学理论告诫我们,由于自然生态系统的片断化造成生物种群的小型化,物种则由于迁入率的降低、灭绝率的提高或者自身的近交衰退而灭绝的危险加大。岛屿越小,居住上面的物种越少!

参 考 文 献

- 邬建国. 1989. 岛屿生物地理学理论:模型与应用. 生态学杂志, 8(6):34—39
- 邬建国. 1990. 自然保护区学说与麦克阿瑟—威尔逊理论. 生态学报, 10(2):187—191
- 曹坤芳. 1989. 岛屿生物地理学与自然保护区的建立. 生态学进展, 6(3): 172—178
- Andrews, J. H. and L. L. Kinkel. 1986. Colonization dynamics: the island theory. In N. J. Fokkema and J. van den Heuvel (eds.). *Microbiology of the Phyllosphere*. Cambridge: Cambridge University Press, 63—76
- Andrews, J. H., L. L. Kinkel, F. M. Berbee, and E. V. Nordheim. 1987. Fungi, leaves, and the theory of island biogeography. *Microbial Ecology*, 14: 277—290
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95—99
- Arrhenius, O. 1922. On the relation between species and area—a reply. *Ecology*, 4: 90—91
- Blouin, M. S. and E. F. Connor. 1985. Is there a best shape for nature reserves. *Biological Conservation*, 32: 277—288
- Bonnell, M. L. and R. K. Selander. 1974. Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science*, 184: 908—809
- Brown, J. H. 1971. Mammals on mountain tops: nonequilibrium insular biogeography. *American Naturalist*, 105: 467—478
- Brown, J. H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Nat. Mem.* 2: 209—227
- Brown, J. H. and Kodric—Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445—449
- Brown, W. L. and E. O. Wilson. 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49—64
- Browne, R. A. 1981. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York. *Journal of Biogeography*, 8: 75—83

- Burgess, R. L. , and D. M. Sharpe (eds.). 1981. *Forest Dynamics in Man—Dominated Landscapes*. New York: Springer—Verlag
- Cairns, J. Jr. , M. L. Dahberg, K. L. Dickson, N. Smith and W. T. Waller. 1969. The relationship of fresh—water protozoan communities to the MacArthur—Wilson equilibrium model. *American Naturalist*, 103: 439—454
- Carlquist, S. 1966. The biota of long—distance dispersal II. loss of dispersability in Pacific Compositae. *Evolution*, 20: 30—48
- Chapela, I. H. and L. Boddy. 1988. The fate of early fungal colonizers in beech branches decomposing on the forest floor. *FEMS Microbiology Ecology*, 53: 273—283
- Connor, E. , and E. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species—area relation. *American Naturalist*, 113: 791—833
- Curtis, J. T. 1956. The modification of midlatitude grasslands and forests by man. In W. L. Thomas, Jr. (ed.). *Man's Role in Changing the Face of the Earth*. Chicago: University of Chicago Press
- Darlington, P. J. 1943. Carabidae of mountains and islands; data on the evolution of isolated faunas and on atrophy of wings. *Ecological Monographs*, 13: 37—61
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. Wiley
- Darwin, C. 1860. *The Voyage of the Beagle*. Edited by L. Engel in 1962. New York: The American Museum of Natural History
- Dawson, W. R. , J. D. Ligon, J. R. Myers, D. Simberloff and J. Verner. 1987. Report to the scientific advisory panel on the spotted owl. *Condor*, 89: 205—229
- J. M. 1969. Avifauna equilibrium and species turnover rates on the Cannel Islands of California. *Nat. Acad. Sci. Proc.* 64: 57—63
- Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics; estimation of relaxation times for avifauna of Southwest Pacific islands. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* , 69: 3199—3203
- Diamond, J. M. and E. Mayr. 1976. Species—area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* , 73: 262—266
- Dickerson, J. E. Jr. and J. V. Robinson. 1985. Microcosms as islands; a test of the MacArthur—Wilson equilibrium theory. *Ecology*, 66: 966—980
- Dobzhansky, T. and O. Pavlovsky. 1957. An experimental study of interactions between genetic drift and natural selection. *Evolution*, 11: 311—319
- Fahrig, L. and G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66: 1762—1768
- Forman, R. T. T. 1987. The ethics of isolation, the spread of disturbance, and landscape ecology. In M. G. Turner (ed.). *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. New York: Springer—Verlag, 213—229
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sunderland Mass. : Sinauer Associates, 135—149
- Gerger, R. 1965. *The Climate Near the Ground*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press
- Gentry, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer, 153—181
- Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.) . *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sunderland, Mass. : Sinauer Associates, 11—34

- Gilpin, M. E. and J. M. Diamond. 1980. Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature*, 285: 567—569
- Gilpin, M. E. and M. E. Soule. 1986. Minimum viable populations; processes of species extinction. In M. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer, 19—34
- Gleason, H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, 3: 158—162
- Gleason, H. A. 1925. Species and area. *Ecology*, 6: 66—74
- Greenway, J. C., Jr. 1967. *Extinct and Vanishing Birds of the World*. New York: Dover
- Gould, S. J. 1979. An allometric interpretation of species—area curves; the meaning of the coefficient. *American Naturalist*, 114: 335—343
- Grinnell, J. and H. S. Swarth. 1913. An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California, with remarks upon the behavior of geographic races on the margins of their habitats. University of California Publications, *Zoology*, 10: 197—406
- Grumbine, R. E. 1990. Viable populations, reserve size, and federal lands management; a critique. *Conservation Biology*, 4: 127—134
- Gysel, L. W. 1951. Borders and openings of beech—maple woodlands in southern Michigan. *Journal of Ecology*, 49: 13—19
- Hamilton, T. H. and N. E. Armstrong. 1965. Environmental determination of insular variation in bird species abundance in the Gulf of Guinea. *Nature*, 207: 148—151
- Hamilton, T. H., R. H. Barth, Jr. and I. Rubinoff. 1964. The environmental control of insular variation in bird species abundance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 52: 132—140
- Hansen, A. J., T. A. Spies, F. J. Swanson and J. L. Ohmann. 1991. Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience*, 41: 382—392
- Harris, L. D. 1984. *The Fragmented Forest: Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity*. Chicago: The University of Chicago Press
- Have, A. 1987. Experimental island biogeography: immigration and extinction of ciliates in microorganisms. *Oikos*, 50: 218—224
- Heatwole, H. and R. Levins. 1973. Biogeography of the Puerto Rican Bank; species turnover on a small cay, Cayo Ahogado. *Ecology*, 54: 1042—1055
- Higgs, A. J. 1981. Island biogeography theory and nature reserve design. *Journal of Biogeography*, 8: 117—124
- Higgs, A. J. and M. B. Usher. 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature*, 285: 268
- Hobbs, R. J. and L. Atkins. 1988. The effects of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in the western Australia. *Journal of Ecology*, 13: 171—179
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest; implication for tropical tree conservation. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer, 205—231
- Hunter, M. L. Jr., G. L. Jacobson, Jr. and W. Thompson, III. 1988. Paleoecology and the coarse—filter approach to maintaining biological diversity. *Conservation Biology*, 2 (4): 375—385
- Johnson, N. K. 1975. Controls of number of bird species on mountane islands in the great basin. *Evolution*, 29: 545—567
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island; increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos*, 41: 402—410

- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 173—185
- Karaiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator—prey interactions. *Nature*, 326: 388—390
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs*, 41 (3): 207—233
- Kinkel, L. L., J. H. Andrews, F. M. Berbee and E. V. Nordheim. 1987. Leaves as islands for microbes. *Oecologia*, 71: 405—408
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70(6): 1715—1725
- Lande, R. and G. F. Borrowlough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In M. E. Soule (ed.). *Viable Populations*. New York: Cambridge University Press, 87—123
- Lovejoy, J. E. et al. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer,
- Lovejoy, T. E. et al. 1984. Ecosystem decay of Amazon fragments. In M. H. Nitecki (ed.). *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press, 295—325
- MacArthur, R. H. 1984. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton: Princeton University Press
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373—387
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press
- MacClintock, L., R. F. Whitcomb and B. L. Whitcomb. 1977. Island biogeography and the "habitat islands" of eastern forest. II. evidence for the value of corridors and minimization of isolations in preservation of biotic diversity. *American Birds*, 31: 6—16
- Mader, H. J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation*, 29: 81—96
- Margules, C., A. J. Higgs and R. W. Rafe. 1982. Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design? *Biological Conservation*, 24: 115—128
- Martin, T. E. 1981. Species—area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *American Naturalist*, 118: 823—837
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 81—120
- Mayr, E. 1942. The zoogeographic position of the Hawaii Islands. *Condor*, 45: 45—48
- Mayr, E. 1963. *Animals Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press
- Mayr, E. 1965. Avifauna: turnover in islands. *Science*, 150: 1587—1588
- McGuinness, K. A. 1984. Equation and explanation in the study of species—area curves. *Biological Review*, 59: 423—440
- Merriam, G. 1991. Corridors for connectivity: animal populations in heterogenous environments. In D. A. Saunders and R. J. Hobbs (eds.). *Nature Conservation: the Role of Corridors*. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty and Sons, 133—142
- Miller, R. I. 1978. Applying island biogeographic theory to an east African reserve. *Environmental Con-*

ervation, 5: 191—195

Miller, R. I. 1979. Conserving the genetic integrity of faunal populations and communities. *Environmental Conservation*, 6: 297—304

Miller, R. I. and L. D. Harris. 1977. Isolation and extirpation in wildlife reserves. *Biological Conservation*, 12: 311—315

Murphy, D. D. 1989. Conservation and confusion: wrong species, wrong scale, wrong conclusions. *Conservation Biology*, 3: 82—84

Nei, M., T. Maruyama and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29: 1—10

Noss, R. F. 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology*, 1: 159—164

Noss, R. F. and L. D. Harris. 1986. Nodes, networks and MUMs: preserving diversity at all scales. *Environmental Management*, 10: 299—309

Park, C. A. 1989. Soil biota and plants in the rehabilitation of degraded agricultural soils. In J. D. Major (ed.). *Animals in Primary Succession: the Role of Fauna in Reclaimed Lands*. London: Cambridge University Press, 423—438

Peck, A. J. and D. R. Williamson. 1987. Effects of forest clearing on groundwater. *Journal of Hydrology*, 94: 47—66

Pickett, S. T. A. and N. J. Thompson. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 13: 27—37

Picton, H. D. 1979. The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the northern Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 15: 73—79

Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago: The University of Chicago Press

Pimm, S. L., H. L. Jones and J. Diamond. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist*, 132 (6): 757—785

Pimm, S. L. 1986. Community stability and structure. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer, 309—329

Preston, F. W. 1962a. The seasonal distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology*, 43: 185—215

Preston, F. W. 1962b. The seasonal distribution of commonness and rarity. Part II. *Ecology*, 43: 410—432

Quinn, J. F. and A. Hastings. 1987. Extinctions in subdivided habitats. *Conservation Biology*, 1: 198—208

Ralls, K., K. Brugger and J. Ballou. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science*, 206: 1101—1103

Rey, J. R. 1981. Ecological biogeography of arthropods on Spartina Islands in Northwest Florida. *Ecological Monographs*, 51: 237—265

Saunders, D. A., R. J. Hobbs and C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5 (1): 18—32

Saunders, D. A. and C. P. de Rebeira. 1991. Values of corridors to avian populations in a fragmented landscape. In D. A. Saunders and R. J. Hobbs (ed.). *Nature Conservation: the Role of Corridors*. Chipping Norton, Australia: Suurey Beatty and Sons, 221—244

- Schoener, A. 1974. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *American Naturalist*, 108: 715—736
- Seidersticker, J. C. , M. G. Hornocker, W. V. Wiles and J. P. Messick. 1973. Mountain lion social organization in the Idaho primitive area. *Wildlife Monograph*, 35
- Senner, J. W. 1980. Inbreeding depression and the survival of zoo populations. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sunderland, Mass. : Sinauer Associates, 209—224
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31: 131—134
- Sharma, M. L. , R. J. W. Barron and D. R. Williamson. 1987. Soil water dynamics of lateritic catchments as affected by forest clearing for pasture. *Journal of Hydrology*, 94: 109—127
- Simberloff, D. 1984. Introduced insects: A biogeographic and systematic perspective. In H. A. Mooney and J. A. Drake (eds.) . *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* . New York: Springer—Verlag, 3—26
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* , 19: 473—511
- Simberloff, D. and L. G. Abele. 1976a. Island biogeographic theory and conservation practice. *Science*, 191: 285—286
- Simberloff, D. and L. G. Abele. 1976b. Island biogeographic theory and conservation: strategy and limitation. *Science*, 193: 1032
- Simberloff, D. and L. G. Abele. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *American Naturalist*, 120: 41—50
- Simberloff, D. and J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology*, 1: 63—71
- Simberloff, D. S. and E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. *Ecology*, 50(2): 267—278
- Simberloff, D. S. and E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50(2): 279—296
- Simberloff, D. S. and E. O. Wilson. 1970. Experimental zoogeography of islands: a two year record of colonization. *Ecology*, 51(5): 934—937
- Soule, M. E. (ed.). 1987. *Viable Populations* . New York: Cambridge University Press
- Soule, M. E. and D. Simberloff. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, 35: 19—40
- Soule, M. E. , A. C. Alberts and D. T. Bolger. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos*, 63: 39—47
- Strong, D. R. Jr. 1979. Biogeographic dynamics of insect—host plant communities. *Annual Review of Entomology*, 24: 89—119
- Sugihara, G. 1981. $S=CA^Z$, $Z \approx 1/4$: A reply to Connor and McCoy. *American Naturalist*, 117: 790—793
- Townsend, C. R. and T. A. Crowl. 1991. Fragmented population structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? *Oikos*, 61: 347—354
- Usher, M. B. 1987. Effects of fragmentation on communities and populations: a review with applications to wildlife conservation. In D. A. Saunders, G. W. Arnold, A. A. Burbidge and A. J. M. Hopkins. (eds.). *Nature Conservation: the Role of Remnants of Native Vegetation* . Chipping Norton, Australia:

Survey Beatty and Sons, 103–121

Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99: 377–390

Vrijenhoek, R. C. 1985. Animal population genetics and disturbance: the effects of local extinctions and recolonization on heterozygosity and fitness. In S. T. A. Pickett and P. S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York: Academic Press, 265–285

Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. The northern Andes of South America. *American Naturalist*, 104: 373–388

Webb, N. R. 1989. Studies on the invertebrate fauna of fragmented heathland in Dorset, U. K., and the implications for conservation. *Biological Conservation*, 47: 153–165

Wiens, J. A. 1985. Vertebrate response to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. In S. T. A. Pickett and P. S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York: Academic Press, 169–193

Wilcove, D. S., C. H. McLellan and A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer, 237–256

Wilcox, B. A. 1986. Extinction models and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 46–48

Wildman, H. G. 1987. Fungal colonization of resource in soil: an island biogeographical approach. *Transactions of the British Mycological Society*, 88: 291–297

Wildman, H. G. 1992. Fungal colonization of resource islands: An experimental approach. In G. C. Carroll and D. T. Wicklow (eds.). *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem* (2nd ed.). New York: Marcel Dekker, Inc., 885–900

Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford, UK.: Oxford University Press

Williamson, M. 1989. Natural extinction on islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Ser. B, 325: 457–468

Willis, E. O. 1984. Conservation subdivision of reserves and the antidismemberment hypothesis. *Oikos*, 42: 369–398

Wilson, E. O. 1959. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution*, 13: 122–144

Wilson, E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist*, 95: 169–193

Wilson, E. O. 1969. The species equilibrium. In G. D. Woodwell and H. H. Smith (eds.). *Diversity and Stability, 22nd Brookhaven Symposium in Biology*. Upton, New York: Brookhaven National Laboratory, 38–47

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press

Wilson, E. O. and E. O. Willis. 1975. Applied biogeography. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 523–534

Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2. The Theory of Gene Frequencies*. Chicago: University of Chicago Press

Wright, S. 1977. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions*. Chicago: University of Chicago Press

Yahner, R. H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology*, 2: 333–339

Zimmerman, B. L. and R. O. Bierregaard. 1986. Relevance of equilibrium theory of island biogeography and species area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, 13: 133–143

第七章 保护生物学的基本原理、方法和研究内容

季维智 朱建国

1 引言

生物资源又称为可更新资源,它们可以借助自然循环或生物的生长繁殖,不断自我更新,维持一定的储量,它们的合理持续利用,可以保证人类社会的长期稳定和幸福;但如果使用不当,会失去平衡,受到破坏,甚至枯竭而不能再生,从而给人类社会带来危机。近几十年来,人类对生物资源的利用在很多方面已到了掠夺性的程度,使它们的再生和持续利用严重失衡,物种和基因加速灭绝,多样性消失加快。人类的有识之士都大声疾呼“我们将给子孙后代留下一个什么样的地球!”。这就是当今世界各国政府和非政府组织、科学家乃至公众所关注和提倡的“生物多样性保护”问题。在我国,生物多样性的保护已逐渐为人们所理解和接受。然而作为解决生物多样性保护问题的基础学科——保护生物学尚报道不多(周开亚, 1992)。本文试图就保护生物学的概念、基本原理和主要研究内容和方法作一概述。

2 什么是保护生物学

保护生物学(Conservation Biology)这一名词最早出现于本世纪初期。当时由于森林、渔业和野生动物的管理问题而提出这一概念。而真正形成保护生物学这一学科大约是 80 年代初期(Brussard, 1985)。它的形成有其科学和社会的因素。

在 60 年代和 70 年代,群落生态学(Community Ecology)和岛屿生物地理学(Island Biogeography)的理论发展和大量的研究结果,促使人们在保护项目中来检验这些理论;现代种群生物学(Population Biology)从传统的自然资源学中分离出来;生物科学的分化,如动物、植物、森林、渔业、野生动物管理都从“母体”生物学中分离出来,为保护生物学奠定了科学基础。社会的关注也促成了保护生物学的形成。70 年代晚期,许多从事“纯”科学研究的科学家,也更多地注意到保护。利他主义(Altruism)也使人们更关心和保护地球。

另一个重要因素是灭绝危机。自 6500 万年前恐龙消失以来,今天的生物多样性的损失比任何时候都快,而灭绝最快的是热带雨林。据较准确的估计,地球上约有 1000 万种生物,而生活在热带雨林中的生物占这个数字的 50%~90%。现在每年被砍伐的热带森林为 1700 万公顷(FAO, 1991)。科学家估计,按照这一速度,在今后 30 年内,大约 5%~10% 的热带物种可能面临灭绝(Reid, 1992; Ehrlich 和 Wilson, 1991)。下一个世纪,可能越来越多的人面临饥饿,成千上万,甚至数百万的物种将灭绝。因而产生了什么是对生命有利的主张,而不是只考虑人类的“沙文主义”(Chanvinistic movement)。

最后,保护生物学的形成还因为科学家、动物园、植物园、一些政府机构和私人基金会的努力。这些人提出了一些挑战性的问题。例如,如何确定种群的大小,以减少灭绝危机。另外,提供资助进行研究、举行会议和出版刊物等,所有这些都促成了保护生物学的诞生(Soule, 1985a)。

综上所述,保护生物学是一门年轻的学科,是基础科学与应用科学的综合,是自然科学与社会科学的交叉。Soule (1985b) 指出:“保护生物学是应用科学解决由于人类干扰或其它因素引起的物种、群落和生态系统问题的新进展,其目的是提供生物多样性保护的原理和工具”。“与肿瘤生物学一样,是一门综合学科(图 1),并非纯生物学,是生物科学在社会科学中的应用”。

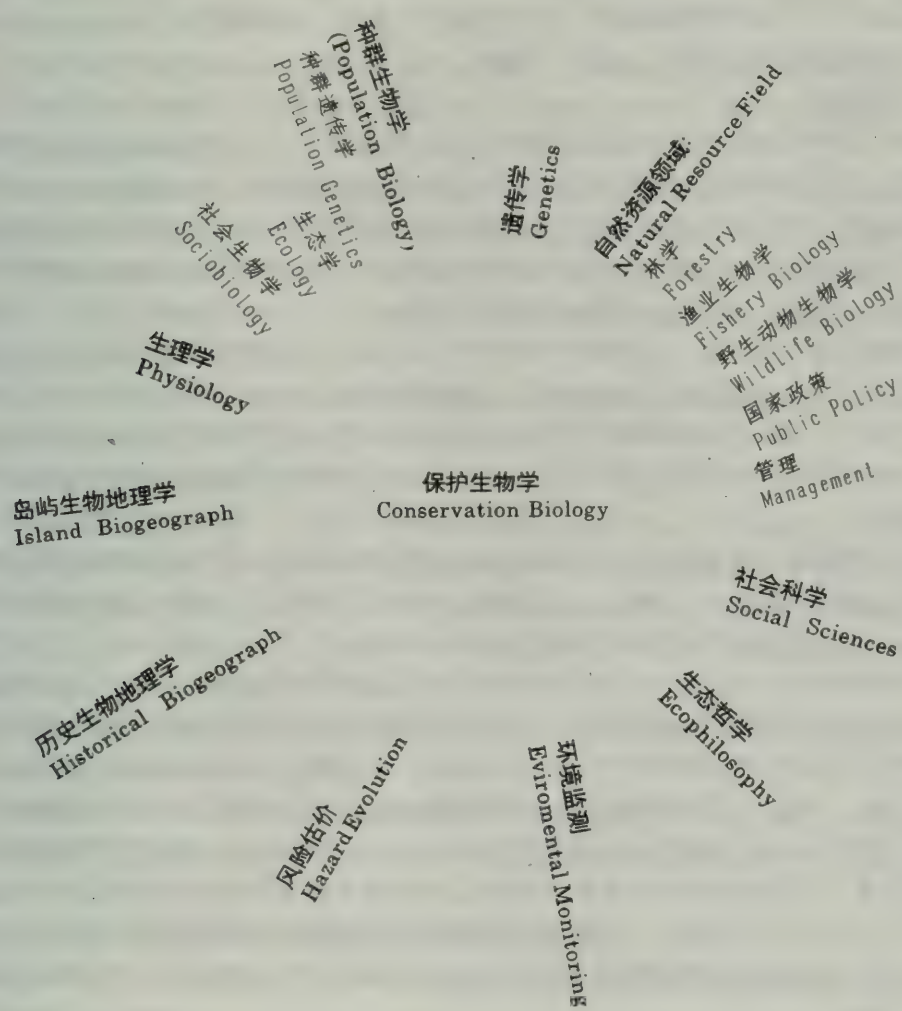


图 1 保护生物学是一门多学科交叉的综合学科 (引自 Soule, 1985b)

Western(1989)对保护生物学的总结是:1) 提供科学的保护基础原理;2) 确认保护所面临的问题;3) 建立修正秩序;4) 为解决保护问题的“纯”科学和管理实践间架起一座桥梁。不过,Western 强调保护生物学更多的是科学问题。

3 保护生物学的基本原理

要阐述和说明保护生物学的原理并不是一件容易的事。作为一门年轻的学科,它的理论还在不断地完善和发展。Soule (1985b) 把保护生物学的原理分为功能的和伦理(或规范)的两类。

3.1 功能原理(Functional postulates)

这是基于历史事件和基础理论。主要来源于生态学、生物地理学(Biogeography)和种群遗传学的理论和研究结果。包括以下原理。

3.1.1 进化原理

构成自然群落的许多物种是进化的结果。在大多数群落中,物种是环境组成的有意义部分。因此,它们的遗传特征所赋予的生理和行为的特点都是特定生物区系(Biota)作用和自然选择的结果。例如被食动物对捕食动物的反应,食植性昆虫对宿主植物的反应都是自然选择“调节”的结果。这一原理主要强调自然群落的结构、功能和协同进化的稳定性不同于非自然的或人工群落。基于这一原理,尚有如下推论:

a. 物种是相互依存的。处于群落中的物种不仅具有自己独特的逃避捕食者、寻找食物、捕捉食物的方式,而且相互间还有更多的依赖关系(Janzen, 1975; Seifert 和 Seifert, 1979)。换言之,每一物种在群落中都有各自的特殊功能,而且存在不能确定的物种间的相互作用和影响群落的兴衰的生物作用。Leopold (1953) 因此提出必须保护自然群落中每一物种的建议。

b. 许多物种是高度特化的。大多数动物,包括食植性昆虫、寄生虫和寄生生物,都依赖于一种特定的宿主(Price, 1980)。这就是说一种面临灭绝的宿主物种,可能会影响数十种(Raven, 1976),甚至上百个物种的存亡(Erwin, 1983)。

c. 关键种(Keystone species)的灭亡将会产生长远的影响。Paine (1969) 定义关键种是在食物链中处于较高位置的食肉动物,它们控制着位置低于它们的类群。一些生物学家描述食物链中不同层次的“关键物种”(Critical species)为保持生态系统基本结构和过程完善的特别的动物。例如在大西洋海湾中的一种软体动物,它们仅消耗不足 1% 的能量流,但每天却处理了海湾内 15% 的磷和 1/3 的磷离子(Kuenzler, 1961a, b)。落叶树可能在针叶林中显得不重要,但其叶子的快速分解可能使它们在养分循环中起着重要作用(Witkamp, 1966)。一般说来,食肉动物,大型的食草动物或某些植物,在食物链中起关键作用,它们的灭绝会导致一系列更多的物种的灭绝(Fraker 和 Soule, 1981; Gilbert, 1980; Terborgh 和 Winter, 1980)。

d. 广泛适应性物种的引进可能会减少多样性。外来植物或动物,特别是大型的具有广泛适应性的物种的引进,往往会改变食物链的环节,导致食物链失控,从而引起不良的链锁反应,致使多样性减少(Diamond, 1984; Elton, 1958)。

进化原理及其推论的核心问题是物种,它们的基因已受到协同生存的相互作用和影响(Futnyma 和 Slatkin, 1983; Gibert 和 Raven, 1975)。

3.1.2 生态学原理

多数(虽然不是全部)的生态过程(Ecological processes)都有一个阈值,低于或超过这一阈值,生态过程会变成不连续的、混乱的甚至终止。这一原理表明了许多生态过程和模式

(包括演替、养分循环和密度制约现象)被打断或丧失常常发生在较小的系统中。

一个非常大的或非常古老的系统中的生态过程,也可以从空间和时间的尺度予以证明。在一个大的系统,如大陆的分布、气候和地理水文现象常常决定了景观的模式,包括物种的分布。在非常古老的系统中,生态过程提供了地质的、历史的或者灾难事件的记录,如洪水泛滥、火山爆发和冰蚀过程。生态过程是一种环境大小和时间尺度的协调(MacArthur, 1972)。如今,这一过程开始衰退或正在接近它所具有的极限。生态学原理包括两个主要的推论:

a. 生境和演替阶段持续的时间依赖其规模的大小。资源或生境的丢失常常发生在较小的生境。在较小的生境中,更容易因传染病、火灾、风暴袭击等发生片断化,甚至丢失。而物种将随生境的消失而灭绝。

b. “爆炸”减少多样性。如果优势种群密度增加而超过维持水平,它们可能消灭土生的被捕食物种和其它与之共享资源的物种。爆炸常常发生在较小生境。因小生境缺乏完整的种群缓冲机制,包括能分散个体的生境,以及为食肉动物在遇到恶劣条件时提供可选择的足够的食物。通常,在种群密度较高的保护区内,疾病、特别是传染性疾病的传播率很高,几乎会影响所有的个体。

从这一原理,我们可以得出这样的结论:保护区内物种的存活率部分依赖于保护区的大小。

3.1.3 种群的存活能力依赖其种群的大小

遗传和种群统计过程有一个阈值。低于这一阈值,非适应的,不规则的动力将超越种群的适应性和稳定的动力。即种群有一个最低生存条件和种群的灭绝有一个过程(Shaffer, 1981; Soule, 1983; Terborgh, 1974)。这一原理的主要含义是,土生种群的存活能力依赖其种群的大小。一种推断认为,当种群小于一定数量(10~30)时,其灭绝的可能性增加(Shaffer, 1981)。这一原理包括三个推论。

a. 远缘杂交繁殖的种群会因为种群数量小于 50~100 时,发生近亲交配而逐渐失去适应性(Franklin, 1980; Soule, 1980)。

b. 小种群(个体数低于数百头)的遗传漂变将导致失去基因多态性。随之,这些基因的损害将直接降低适应性,因为多位点杂合性是远缘杂交繁殖生物的优势(Beardmore, 1983)。

上述两个推论的遗传学根据可能是有害等位基因的纯合。

c. 在小种群中,自然选择将失去作用,原因在于遗传漂变和基因多态性的适应潜能的丧失(Franklin, 1980)。

3.1.4 自然保护区对于大的稀有生物存在内在的失去平衡的危机

a. 在大小受到局限和生境隔离的自然保护区,灭绝是很难避免的(MacArthur 和 Wilson, 1967)。对这种保护区内的很多类群来说,物种多样性的保持须通过人工的方法,引进外来资源进行,而这与自然增殖或重建(Reestablishment)是十分不同的。

b. 用非人工的方法来重建或保持大的或稀有生物在已被长期隔离的保护区是不可能的。特别是不同的保护区间的基因交流被阻断时更为困难。而基因的流动有助于防止种群内的基因发生分化(Soule, 1980)。

3.2 伦理(或规范)原理(Ethical or normative postulates)

这是从伦理的角度来阐述生命的另一种含义—生态伦理 (Ecosophy) 提供了极有价值的基础 (Naess, 1973), 为我们的行动提供衡量的准则。这是多数保护生物学家和生物学家一致同意的。伦理原理包括:

3.2.1 有机体的多样性是好的

这是一个无法检验或证实的原理, 这或许只是人自己本能对世界的看法。因为人们不愿看到一个单调、枯燥的世界。这也是近年来许多动物园和国家公园建立的原因之一。在美国每年有 1 亿~2 亿人次去过国家公园。这也许是人类本性的一部分 (Orians, 1980; Wilson, 1984a)。

与这一原理相关的推论是种群和物种的灭绝是坏事。保护生物学并不厌恶自然灭绝。因为自然灭绝是适应性更好的遗传物质取代不能适应的物种的过程。自然灭绝并不象因灾难性事件一样减少生物多样性。在人类历史上, 自然灭绝是很少的。在过去几个世纪中, 有数百种脊椎动物灭绝。其中自然灭绝仅是极少数 (Diamond, 1984; Frankel 和 Soule, 1981), 而由于人类干扰灭绝的物种数量却在增加。

从逻辑上讲, 由于人类干扰而增加物种的死亡并不是一件好事。作为保护生物学家最关心的是保护自然过程的完整和连续性, 而不仅仅是个体。在种群水平上, 最重要的过程是遗传和进化, 因为这是生存的潜能。

另一方面, 并不是所有的种群都具有同等价值。种群的价值在于它的遗传性, 生态位置和它的现有种群的数量。大的、基因多态性的种群包括的等位基因或基因组合具有较大的价值。

3.2.2 生态的复杂性是好的

这一原理与有机体的多样性是并行的, 只是更强调生境多样性和复杂生态过程的价值。对这一原理的理解需要有一定的专业知识, 如有关动物、植物、生物地理和生态学分类知识等。与上一原理类似, 这一原理也是强调自然比人工好, 野生的比人工花园好 (Dubos, 1980)。

生态的多样性可以用人工方法来增加, 但这并不能反映真实的生态系统。特别是对一些隐蔽的类群及其有关生物是很难体现的, 如土壤生物和微生物群落。此外, 人们常常牺牲生态和地理的多样化以换取和保持能源以及用人工方法来保持一些地方品种。例如将大量的观赏植物移植到温度较高的城市。这些物种在悉尼、布宜诺斯艾利斯、开普敦、雅典、墨西哥和圣地亚哥等城市公园产生了园艺学的多样化; 但如玫瑰、柑桔、山茶、黄水仙、桉树和海棠却到处都很相像, 缺乏变化。

地方局部的多样化和地理的同一化的结合使人类得到不少好处。不仅外来种显得更加壮观, 而且使旅游者感到就象在自己的花园里。此外, 许多城市常常把原生生境破坏而引进多种植物以使城市壮观。然而这种美学的代价是昂贵的。这种代价是降低了地理的多样性和生态的复杂性。

3.2.3 进化是好的

物种/种群保持持续进化的潜能是好事。生命本身的存在就表现了进化过程的多样性。进化就像一台机器, 生物是它的产物。从伦理角度来理解这一原理, 就是尽可能地保持进化过程的连续性、完整性和避免更多的干扰。

3.2.4 生命的多样性有其内在的价值

这是最基础的一个原理。强调非人类生命的固有价值。物种的存在就表示了它们在长期进化过程中具有自己的价值。无论是获得的,或是失去的,它都具有潜在的或是遗传的价值(Devall 和 Sessions, 1985; Ehrenfeld, 1981; Passmore, 1974; Rolston, 1985)。这一原理在宗教、伦理和科学界对制定保护政策时产生了争论。如,是否在物种间都有等同的权力和在物种间是否都存在竞争(Naess, 1985)。

4 保护生物学的研究内容和方法

作为一门新的综合性的交叉学科,保护生物学的研究内容是非常广泛的。这里仅就科学方面的主要内容作一概述。

4.1 灭绝(Extinction)

在过去 2000 年中,人类及其有关活动已使地球上岛屿鸟类的 1/4 灭绝(Diamond, 1989; King, 1981),而且可能会造成更新世以来最大的一次灭绝(Myers, 1989; Atkinson, 1989)。因此,预报灭绝、解释导致灭绝的原因和防止灭绝的发生;根据过去灭绝的模式推测其原因,并找出与未来灭绝的关系,被称之为灭绝生物学(Extinction Biology, Diamond, 1989),是保护生物学研究的一个重要内容。

历史事件告诉我们在未来数十年内灭绝将会加速。问题是它的程度如何?人类是否已面临一个“灭绝发作期”(Extinction on spasm, Myers, 1985c; Simon 和 Wildavsky, 1984)?它是否可以避免,还是已使人类陷于绝境或是使生命枯竭?

岛屿生物地理学(Island Biogeography)是研究灭绝最基础的理论。根据 Atkinson (1989)报道,在过去灭绝的 1600 个物种中,两栖类、爬行类和鸟类占近 90%,哺乳类的近 33%发生在岛屿上。岛屿提供了丰富的有关史前的和历史的灭绝记录,为建立灭绝原因的理论提供了证据。MacArthur 和 Wilson (1967)通过对岛屿动物的研究,建立了著名的生物地理局限理论(Far-reaching biographical theory)。这一理论在原岛屿生物地理学理论所确定的物种与时间和空间面积的关系基础上,进一步引入物种存在的数量与“新物种”的进入和“老物种”的消亡及迁出间存在动态平衡的理论。这一理论为许多研究所证实。Olson 和 Atkinson (1989)否定了历史上岛屿生物的灭绝是自然的,认为人类的入侵和灭绝发生存在一致性。清楚地告诉我们灭绝的程度和导致物种脆弱的原因。

Diamond (1989)把导致灭绝的主要因素归纳为:生境的消失和片断化(这是对未来的最大威胁),引进物种(导致岛屿生物脆弱)和食物链被打断(由于物种秩序打乱和灭绝造成)。

MacArthur 和 Wilson 的岛屿生物地理模型已被广泛地应用于大陆上被隔离的、条件符合其理论的生境。地球的 2000 年(Global 2000, 1980)用这一理论计算出在 2000 年,15%~20%的现生物种将要灭绝。其中包括 50%的热带森林物种。Myers (1989)认为这一估计有些保守。在未来数十年内我们会失去大量物种。这只是保护生物学中有关争论的一个例子。应用岛屿生物地理模型预测灭绝包括几个步骤和假设。例如,在把海洋岛屿模型主要用于大陆岛屿化的生境时,要假设在此生境岛屿化之前物种是饱和的,然后再计算出生境的丧失率。

当然,对于灭绝的预测,常常有这样一些较难回答的问题。例如岛屿化生境中的物种是否象海洋生物一样漫游?我们能否假定森林物种是饱和的?森林的丧失率范围是多少?我

们是处在生态学的危机,还是物种的危机?在更新世的大灭绝中,是否有我们未知的大量的昆虫和植物的灭绝?这些问题有些属于经济的,有的属于人的价值的,而有的则不属于生物学的问题。生物学家必须继续深入研究,建立一些方法和可检测的理论来预测未来。

4.2 进化的潜能(Evolutionary potential)

种群为什么会灭绝,一种简单而直接的回答是所有的物种个体被消灭了。但实际上并不如此简单。很多研究表明灭绝是种群丧失了进化潜能。这就是种群生存力分析(Population viability analysis, PVA)所要解决的问题(Gilpin 和 Soule, 1986, Soule, 1987)。PVA 是种群生物学(Population biology)的一个分支。从遗传、种群统计、环境和时空关系(包括种群变化)间的复杂作用,综合、系统地探讨种群灭绝的可能性。

因此,灭绝是物种及其生态系统长期受到损害的累积。近亲繁殖和远缘杂交都会降低物种的适应性和进化潜能。在考虑种群的保护时,应了解物种的基本分类情况、基因的状况、基因多态性、种群大小、生殖结构、交配方式与生活史之间的关系(Vrijenhoek, 1989)。应用PVA理论,在指导和管理圈养繁殖时,要考虑适当的交配方式和最小繁殖种群(Minimum viable population, MVP)。对于野生种群,应用PVA理论,通过对生活史研究,寻找脆弱物种(Eisenberg 和 Harris, 1989)。一般来说,大型的进化位置较高的哺乳动物和食物链位置较高的食肉动物就应是首先考虑特别保护的對象。通过保护这些动物,我们可以保护大量家域(Homrange)较小的动物,较快地恢复物种的数量。此外,就是优先考虑保护生物学家常常提到的“旗舰种”(Flagship species)。这类物种的存亡可能对保持生态过程或食物链的完整性和连续性没有严重的影响,但是由于它们的魅力(外貌或其他特征)而为人们所喜爱和关注(如我国的大熊猫)。对这类动物的保护,更能唤起人们的同情,得到更多的资金以帮助保护大片生境。

另一方面,所有的生物学家或保护生物学家都同意通过协调政策来保护大多数珍稀种类。其原因是现有的大多数保护区对于保持诸如关键种的种群生存力和生态能力显得太小。在保护区内生物和生态系统单一化的速率与其大小成反比(Soule, 1986)。也就是说,在小的保护区内,其“衰老”(退化)速率较高(Soule 和 Simberloff, 1986)。

4.3 群落和生态系统(Communities and Ecosystems)

物种的丧失(包括物种丰富度,生态的和行为的变化)表示其对于群落和生态系统有一个适应极限(Far-reaching)。不同的生态学理论,对于在生态系统和群落中应该保护什么存在不同的观点。简化生态系统论者(The reductionist theory of ecosystems)认为,生态系统在不同层次(水平)的特征都是组成它的较低层次系统的总和。如果这一理论正确,那么首先要保护物种。完整生态系统理论(The holistic theory)认为,生态系统并不包含每一单位(层次)的特征。如果这一理论正确,就应该保护基因库(Gene pool)。也就是要保护整个生态系统,而不是有机体(McNaughton, 1989)。

澄清和解释一些生态系统多样性和稳定性的理论和定义上的问题,对于保护和管理都有重要的意义。Walker(1989)认为,生态系统有不同形式的相互作用。根据亚系统和外界环境的不同,可将其分为三类。第一,弱的相互作用:这种作用体现在非洲热带草原开放系统中;第二,强的相互作用;第三,群体内部的相互协调作用。例如大袋鼠,澳大利亚的大堡礁被刺冠海星(Crown-of-thorns starfish)入侵。这种作用使生态系统不可逆地改变。

理论上的不完善和争论,常常在保护管理中引起一些问题。例如,是否所有的物种都具

有同等的生存价值和重要性。我们是否需要去保护那些成千上万尚未命名的昆虫,还是去保护那些大型有魅力的动物。诸如此类的问题还有待进一步完善有关群落和生态系统的理论。有的则属于哲学和伦理学的问题。

利用现有群落和生态系统的理论,在一些地区的保护和管理中也取得了很大的成功。例如,在非洲 Serenget 平原的研究表明,该地的草只有被动物采食,并接受动物的尿液后才能保持并旺盛生长。这种群落只有利用才能保持其多样性和产量。这些草能利用尿液的氮保持土壤肥力而不至于退化。另外,在东非的一些地方,如撒哈拉,由于过度的放牧使草原破坏而不能恢复。也就是人类经济活动的干扰,容易使生态系统遭到不能恢复的破坏(Walker 等, 1981)。

尽管对群落和生态系统理论的观点不同,但在物种多样性(物种的丰富度和平衡能力)和持久性比组成的单一性好,以及物种和生态系统都应受到保护方面的看法是一致的。人类必须尽力保护那些复杂的生态系统,使许多物种能够共同生存(Wilson, 1989; Myers, 1989; Eisenberg 和 Harris, 1989)。作为好的保护管理应该是保持生态系统的内部过程和促进多样性和持续性;只有当系统内的丰富度低于正常水平时才能进行干预;或者,从物种水平上,当生态的关键环节或群落的有机体处于濒危时才进行干预(Western, 1989)。

4.4 生境的恢复(Habitat restoration)

由于自然生境的丧失和随之引起的一系列问题。在重建一些新的保护区时,我们将面临退化的土地和枯竭的生物群落。生境的修复是现在直至 21 世纪的一项重要的工作,包括:

4.4.1 土地退耕

一些地方,农产品已超过市场的需求。粮食的过剩可减少或停止使用化肥使土地退耕。欧共体已决定将 10% 的土地退耕(Green, 1989)。英国计划把 1/3 的耕地退耕。

4.4.2 土地的合理使用

新的工业区应建立在退化的或过剩的土地上。被抽干的湿地和沼泽应重新灌水,尽可能恢复到原有的条件,使野生动物得到恢复并成为都市人狩猎和活动的地方,以及作为较低技术的污水处理地。把一些过度放牧的草原,特别是热带草原的牧场,改为野生动物“家园”作为狩猎的收入要比牧场的收益大。一些土地退化的农场,如果过去属于森林,应考虑重建森林。

可以肯定,只有极少数的生境能恢复到原始状态。这有一个重要的前提就是人类要有一个较高的生活水平和人口必须稳定或下降。在下一个世纪,保护生物学可能会从保护一些自然生境而转变为建立一些近似自然的人工多样性景观。

4.5 物种的回归自然和圈养繁殖(Species reintroductions and captive propagation)。

把物种再引入半自然的生境也是一种手段。人们运用有关濒危物种生态环境的知识尽力引进濒危物种,以达到保护的目的。然而,重新引进物种的行为存在许多问题。一般来说,较高等的脊椎动物比昆虫的重新引入需要更多的准备训练,但昆虫和植物可能需要特殊的生境。已有一些重新引入物种成功的例子,如中国的麋鹿、阿拉伯大羚羊、普氏野马等(Stanley Price, 1989)。

人工饲养繁殖一些濒危物种,是迁地(*Ex situ*)保护的一种方法。其目的是为了物种的复壮甚至重建野生动物种群(周开亚, 1992)。为了达到这一目的,动物园和植物园是普遍采用的形式。由于生态环境的破坏和消失,缺乏足够的资源来补充种源。为了避免近亲交配产

生的遗传多样性退化,对圈养繁殖的动物进行遗传管理十分重要。IUCN 圈养繁殖专家组要求各动物园和各养殖单位,包括一些宠物拥有者,建立动物的谱系档案,进行计算机联网,统一在国际物种信息系统 (ISIS) 编号,进行管理。这样,可望调节种群的“爆炸”或崩溃,调解种群的年龄结构,淘汰退化个体等(Soule, 1989)。

如前所述,圈养繁殖已使一些濒危物种的数量得以增加,但是也带来一些尚待解决的问题。例如圈养动物的行为发生变化,许多幼仔断奶之后即与它们的双亲隔离,其结果使它们自己生殖时就不能很好地照顾自己的后代。再一个例子就是金丝猴增加后,人们发现,在把它们放回大自然时,这些金丝猴几乎丧失野外生活的能力,不得不花费大量的精力和财力训练它们回归自然(Kleiman, 1980)。

4.6 生物技术(Biotechnology)

生物技术将在保护生物学中发挥越来越重要的作用。Soule (1989)认为生物技术将在 4 个方面发挥重要作用。

a. 生物医学工程、生物化学和计算机专家将对数百万未知物种的定名和描述发挥作用,以完成生物多样性的种类调查(Wilson, 1989)。

要预测生物多样性的未来,保护和持续利用生物资源,对地球上生物多样性的量进行一个完整的调查是十分必要的。自 1753 年林奈的双名法分类系统建立以来,迄今已有 150 万~160 万种生物被命名描述过。其中大约 75 万种昆虫、5.7 万种脊椎动物、25 万种高等植物,其余为无脊椎动物、真菌、藻类和微生物。多数分类学专家都承认迄今尚有许多物种未定名。在热带雨林(尤其是树冠部分)和深海可能尚有许多未定名的动、植物。估计物种的数量在 500 万到 3000 万之间(Wilson, 1989)。然而要定名和描述如此众多的物种,对于现有的数百名或数千名分类学家来说,几乎是不可能的。实际上,只要有一定的形态学和生物化学的描述,就可以利用高级技术来完成这一工作。例如利用 CT 断层扫描(Computerized axial tomograph)和核磁共振(Nuclear magnetic resonance),数百个样品从内到外的三维结构描述所需的时间仅相当于人工描述一个样品的时间。利用自动化技术,还可以从生化角度用冷冻叶子来进行植物分类。计算机软件可以根据已有的物种分类资料来编写。新的动、植物物种的命名、描述及变动范围等可以通过电子信函(Electronic mail)传到相关信息中心、杂志和专家处。这样的方法可能仅数年的时间就可以对数百万物种进行分类,比传统的方法由分类专家去鉴定要节约许多经费。

b. 分子生物学家、免疫学家和流行病学家合作,解决外来物种(Exotic species)的问题。外来物种已经对,并将对农业、商业和生物多样性造成无法估量的危害(Woodruff, 1989)。现代生物技术,特别是分子生物学和免疫学,使我们能很快弄清楚基因的结构和抗病能力。这就有可能在这些相关领域找到解决问题的方法。结合多种很有希望的基因工程技术,如产生不育雄性,限制病原体,基因的人工引入,抑制免疫力和使用特别吸引剂等,可能会限制大多数外来物种(Conway, 1989; Soule, 1989)。

c. 应用基因工程技术解决保护遗传学家提出的在小种群中近亲繁殖退化和基因多态性丧失问题。在小种群中,遗传多样性的丧失和有害等位基因的固定是不可逆和危害极大的。这一问题或许在不远的将来并不那么可怕。通过相近基因的转入或合成基因的办法恢复基因的多样性,有可能阻止基因的有害转变。克隆和转移这类基因并非是不可能的事,在人类和植物的一些基因疾病的研究中,已证明了这一点。并且可能用这样的方法清除早期发

展的有害基因。

d. 物种和群落的深低温冻存。很多保护生物学家都希望能利用迁地保护的方法保存一个完整的生态系统,如热带雨林。深低温冻存技术提供了这种可能。尽管迄今仅有数十种鸟类、哺乳类的生殖细胞冷冻成功,在多数热带植物的种子保存方面,动物的胚胎移植和冷冻方面尚存在许多问题。然而,“冷冻保护”(Cryoconservation)的概念已经形成。人们设想建立一种“拉链式冷藏袋”(Zip-lock freezer bag),把整个生物群落,包括传粉昆虫、土壤动物和寄生虫都冷冻起来,以备未来恢复和重建生态系统而用。有人甚至认为这样的方法要比传统的方法建立保护区省钱得多(Benford, 1992)。

参考文献

- 周开亚. 1992. 保护生物学的发展趋势及我国近期的发展战略. 动物学杂志, 27(5): 42—48
- Atkinson, I. 1989. Introduced animals and extinctions. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 54—76
- Benford, G. 1992. Saving the "Library of life". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89: 11098—11101
- Berdmore, J. A. 1983. Extinction, survival and genetic variation. In C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde, and W. L. Thomas (eds.). *Genetics and Conservation*. Benjamin-Cummings Publishing, Menlo Park, CA., 125—151
- Brussard, P. F. 1985. The current status of conservation biology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 66: 9—11
- Conway, W. G. 1989. The prospects for sustaining species and their evolution. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-First Century*. New York, Oxford, Oxford University Press, 199—209
- Devall, B. and G. Sessions. 1985. *Deep Ecology: Living as It Nature Mattered*. Peregrine Smith Books, Layton, UT
- Diamond, J. 1984. "Normal" extinctions of isolated populations. In M. H. Nitcki, (ed.). *Extinction*. Chicago: Chicago University Press, 191—246
- Diamond, J. 1989. Overview of recent extinctions. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 37—41
- Diamond, J. M. 1984. Historic extinction: their mechanisms, and their lessons. In P. S. Martin and R. Klein, (eds.). *Quaternary Extinctions*. Tucson: University of Arizona Press, 824—862
- Dubos, R. 1980. *The Wooing of the Earth*. New York: Charles Scribner's Sons
- Ehrenfeld, D. 1981. *The Arrogance of Humanism*. London: Oxford University Press
- Ehrlich, P. R. and Wilson, E. O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758—762
- Eisenberg, J. F. and Harris, L. D. 1989. Conservation: a consideration of evolution, population, and life history. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 99—106
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animal and Plants*. Methuen, London
- Erwin, T. L. 1983. Tropical forest conapies: the last biotic frontier. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 29: 14—19
- FAO. 1991. Second interim report on the state of tropical forests. Paper presented at the 10th World Forestry Congress, Paris, France
- Frankel, O. H. and Soule, M. E. 1981. *Conservation and Evolution*. New York: Cambridge University Press

- Franklin, I. A. 1980. Evolutionary change in small populations. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass., 135—149
- Futuyma, D. J. and M. Slatkin (eds.). 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland
- Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass., 11—33
- Gilbert, L. E. and Raven, P. H. (eds). 1975. *Coevolution of Plants and Animals*. Austin: University of Texas Press
- Gilpin, M. E. and M. E. Soule. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction. In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, Mass., 19—34
- Global 2000, 1980. *The Global 2000 Report to the President: Entering the Twenty—First Century*. Washington, D. C.: Government Printing Office
- Green, B. H. 1989. Conservation in Cultural Landscapes. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 182—198
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of Plants in the Tropics*. Edward Arnold, London
- King, W. B. 1981. Endangered birds for the world. *The ICBP Bird Red Data Book*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press
- Kleiman, D. G. 1980. The sociobiology of captive propagation. In Soule, M. E. and B. A. Wilcox. (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass., 243—261
- Kuenzler, E. J. 1961a. Phosphorus budget of mussel population. *Limnol. Oceanogr.* 6: 400—415
- Kuenzler, E. J. 1961b. Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* 6: 191—204
- Leopold, A. 1953. *The Round River*. Oxford: Oxford University Press
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographic Ecology*. New York: Harper & Row
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press
- McNaughton, S. J. 1989. Ecosystems and Conservation in the Twenty—First Century. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 109—120
- Myers, N. 1985. The end of lines. *Nat. Hist.* 94: 2—12
- Myers, N. 1989. A major extinction spasm: predictable and inevitable? In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 42—49
- Naess, A. 1973. The shallow and the deep, long—range ecology movement. *Inquiry* 16: 95—100
- Olson, S. L. 1989. Extinction on islands: man as a catastrophe. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 50—53
- Orians, G. H. 1980. Habitat selection: general theory and applications to human behavior. In: J. S. Lockard (ed.). *The Evolution of Human Social Behavior*. North Holland, New York: Elsevier, 49—66
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, 103: 91—93
- Pasmore, J. 1974. *Man's Responsibility for Nature*. London: Duckworth
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton: Princeton University Press

- Raven, P. R. 1976. Ethics and attitudes. In J. B. Simmons, R. J. Bayer, P. E. Branham, G. L. Lucas, and W. T. H. Parry (eds.). *Conservation of Threatened Plants*. New York: Plenum Press, 155—179
- Reid, W. V. 1992. How many species will there be? In T. Whitmore and J. Sayer (eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. London: Chapman and Hall
- Roston, H. 1985. Duties to endangered species. *BioScience*, 35: 718—726
- Seifert, R. P. and Seifert, F. H. 1979. A heliconia insect community in a Venezuelan cloud forest. *Ecology*, 60: 462—467
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31: 131—134
- Simon, J. L. and A. Wildavsky 1984. On species loss, the absence of data, and the risk to humanity. In J. Simon and H. Kahn (eds.). *The Resourceful Earth*, New York: Blackwell
- Soule, M. E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass., 151—169
- Soule, M. E. 1983. What do we really know about extinction? In C. M. Schonewald—Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde, and W. L. Thomas (eds.). *Genetics and Conservation*. Benjamin—Cummings Publishing, Menlo Park, CA., 11—125
- Soule, M. E. 1985a. Conservation and the "Real World". In M. E. Soule (ed.). *Conservation Biology*. Sinauer Association, Inc. Publishers, 1—12
- Soule, M. E. 1985b. What is biology conservation? *BioScience*, 35: 727—734
- Soule, M. E. (ed.). 1986. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Soule, M. E. 1989. Conservation biology in the twenty—first century: summary and outlook. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 297—303
- Soule, M. E. and D. Simberloff. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.*, 35: 19—40
- Stanley Price, M. R. 1989. Reconstructing ecosystems. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 210—220
- Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of extinction—prone species. *BioScience*, 24: 715—722
- Terborgh, J. and B. Winter. 1980. Some cases of extinction. In M. E. Soule and B. A. Wilcox (eds.). *Conservation Biology: An Evolutionary—Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass., 119—134
- Vrijenhoek, R. C. 1989. Population genetics and conservation. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 89—98
- Walker, B. H., Ludwig, D., Holling, C. S. and Peterman, R. M. 1981. Stability of semi—arid savanna grazing systems. *J. Ecol.*, 69: 473—498
- Walker, D. 1989. Diversity and Stability in Ecosystem Conservation. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 121—130
- Western, D. 1989. Conservation biology. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 31—41
- Wilson, E. O. 1989. Conservation: The Next Hundred Years. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Con-*

servation for the Twenty—First Century. New York, Oxford: Oxford University Press, 1—7

Wilson, E. O. 1984. *Biophilia*. Cambridge, MA: Harvard University Press

Witcamp, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, 47: 194—207

Woodruff, D. S. 1989. The problem of conservation genes and species. In D. Western and M. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty—First Century*. New York, Oxford: Oxford University Press, 76—

88

第八章 研究遗传多样性的基本原理和方法

胡志昂 王洪新

1 遗传多样性的定义

根据麦克尼利等(1990)定义遗传多样性是遗传信息的总和,蕴藏在地球上植物、动物和微生物个体的基因中。因此,“通常谈及生态系统多样性和物种多样性时也就包含了各自的遗传多样性。这里指的多样性主要是指种内不同群体之间或一个群体内不同个体的遗传变异的总和。这或许可称是遗传多样性狭义的定义”(施立明等,1993)。

2 遗传多样性研究简史

从远古时代进行动物驯养、植物栽培起,人类就开始了生物遗传多样性的利用和认识。但是科学地总结并提高到理论高度进行系统化的首推达尔文。《物种起源》第一章便是“在家养状况下的变异”,引用大量资料论证了栽培植物和家养动物种内丰富的显然是可遗传的变异,并称之为多样性(Diversity)。在随后出版的《动物和植物在家养下的变异》一书做了更全面详尽的论述。《物种起源》的第二章,达尔文进一步讨论了自然状况下的变异。虽然当时孟德尔遗传定律尚未被世人所知,但他根据野外观察,认为很多野生生物的个体差异是遗传的(达尔文,1865 中文版 1955)。变异是如此丰富和普遍,他专门写了“可疑的物种”一节。特别提到得康多尔(A de Candolle)关于世界栎树的著作,其中对变异的频率还进行了统计。该书中文版 165 页还提到虎克博士从喜马拉雅山上不同高度的地点,采集了同种的松树和杜鹃花属的种子,把它们栽培在英国,发现它们具有不同的抗寒力。也许这是后来 Turesson 所提出的物种内存在“生态型”分化的最初实验研究。达尔文正是在总结遗传多样性的基础上提出了进化理论。

1900 年孟德尔遗传规律被广泛证实以及随后用生物统计方法对微小差异的遗传分析,为群体遗传学奠定了基础。Fisher、Haldane 和 Wright 的学说要点是群体内突变产生不同的基因型,即遗传多样性,自然选择和遗传漂变改变基因频率导致物种形成。后来被称为新达尔文主义。20 年代摩尔根染色体遗传学及后来发展成的细胞遗传学为群体遗传学理论提供实验证据,例如 Dobzhansky 对果蝇自然群体染色体倒位的研究。

不管是形态还是染色体的多态性在自然群体中毕竟是罕见的。只有到了 60 年代中期应用凝胶电泳发现蛋白质和酶的高水平遗传多态现象,才使家养和自然群体生物遗传多样性的研究得到了空前的发展,积累了大量资料。同工酶,尤其是等位基因编码的等位酶一般表现为互显性遗传,适合定量分析。

虽然 Avery 等(1944)、Hershey 和 Chase(1952)证明生物遗传信息载体是 DNA,尤其是 Watson 和 Crick(1953)双螺旋模型提出并证实之后,遗传多样性在理论上应该是 DNA 序列的多样性。但是 DNA 序列多样性的检验因技术原因而迟迟不能进行。虽然 1972 年实

现了基因克隆,1975 年发明了快速直读的 DNA 序列分析方法,可以比较基因的 DNA 序列。但是基因克隆和序列分析要花费大量的人力物力,很难应用到群体的研究。1975 年 Southern 发明 DNA 片段经琼脂糖电泳按分子大小进行分离后转移到硝酸纤维素膜上用标记的探针进行 DNA-DNA 杂交可以检测出同源片段的技术。DNA 序列多样性开始可以检测出,即限制片段长度多态性(RFLP)。证明 DNA 有比蛋白质更丰富的多样性。Saiki (1985)发明聚合酶链式反应(PCR)后,快速检测 DNA 多样性的方法如随机扩增多态 DNA (RAPD)和 DNA 扩增指纹(DAF)在 1990 年问世。生物基因图谱和 DNA 全序列分析正在有组织地进行,完全检测生物遗传多样性有了可能。

总之,遗传多样性的研究是随着整个生物学的进步从传统的形态和细胞学,经过生物化学进入分子生物学阶段。目前,主要的检测方法是针对蛋白质和 DNA 分子。本文将着重介绍这两个方面的原理和方法,并根据我们 20 年的经验对各种方法的优缺点略加讨论。

3 检测遗传多样性的方法

3.1 蛋白质(酶)的凝胶电泳

最早的蛋白质凝胶电泳例如 Smithies(1955)是淀粉凝胶电泳(简称 SGE,下同)分离人的血清蛋白,并有不同人群有不同的蛋白谱的报道。氨基酸顺序不同的蛋白质因所带电离基团的不同而有不同的净电荷,在电场中显示不同的淌度而相互分离,用染蛋白质的染料可以显示出来。不久,Hunter 和 Markert(1957)用酶组织化学染胶片,发现了酶的多分子形式,称为同工酶(Isozyme)。Lewontin 和 Hubby(1966)以果蝇为材料,首次报道自然群体存在出乎意料的高度同工酶多样性。淀粉凝胶电泳方法虽然古老,但因淀粉无毒,操作简单易学,一直广泛应用于动植物和微生物的群体同工酶分析。它的缺点有二:一是比后来发明的聚丙烯酰胺凝胶电泳(简称 PAGE, Raymond 和 Weintraub, 1969)分辨率低;二是因为淀粉是天然产物,不同牌号的产品性能不同,水解过程也会产生差别;因此即使同一厂家生产的不同批号也会出现质量问题。国外报道最好的是 Cannaught,就是 Smithies 在 1955 所用的产品。国产品尚未有合格的,这就是近一二十年国内学者偏向 PAGE 而不用 SGE 的缘故。SGE 的低分辨率有时反而成为优点,因谱带少,易于分析,易于推测其遗传背景,适合群体遗传结构研究。但是用于检测遗传多样性,分辨率低有时会成为限制因子。无论是临床上疾病诊断(如检测肝癌的胎甲球蛋白)还是农业上作物品种鉴定(胡志昂和王洪新,1991),PAGE 完全代替了 SGE。蛋白质生物化学和整个分子生物学的研究工作从不用 SGE。由于分辨率低和胶机械性能差,SGE 后,蛋白质不适合转移到膜作免疫分析(即 Western 分析)。

聚丙烯酰胺凝胶(PAG)在光学上是透明的,可以直接进行紫外扫描或染色后用可见光扫描,光密度计的数据通过微机进行定性和定量。PAG 由人工合成的丙烯酰胺聚合而成,质量可控制。改变单体和二体交联剂的浓度可随意改变胶的孔径,适合不同分子量范围大分子的分离。通过制备高、低两种浓度的胶液,用搅拌器逐级混合,可以铺出浓度梯度的胶。蛋白质带被压紧,分子量的分辨率提高,电荷的效应降低,通过与标准分子量的蛋白质共同电泳可以定出要分析的天然蛋白质的分子量。如在电极缓冲液和胶液中加入十二烷基硫酸钠(简称 SDS,下同),则为变性胶,可以进行蛋白质亚基的分离和分子量测定。

PAG 除进行电泳外,如用两性电解质代替缓冲液可进行等电点聚焦。分辨率极高并可测定各蛋白的等电点。如果蛋白质先用等电点聚焦,后进行 SDS PAGE,称为双向电泳,蛋

白质的异质性得到最充分的表现,例如大豆种子蛋白双向电泳可分出 430 个斑点(Lei Mei—Guey, 1983)。一般认为每一个斑点是一种蛋白,由单个基因或一个基因家族编码。

PAG 的主要问题是其单体和二体的高度神经毒性。为防止吸入粉末,胶母液的配制是将一定量的蒸馏水直接加到刚开封的丙烯酰胺中,在原瓶里溶解,不进行称量。PAG 的另一个缺点是工作人员需经过培训,否则掌握不好聚合条件而使制胶失败。

胶中蛋白质的染色现在常用考马氏兰 R-250 或更灵敏的银染法。同工酶显色沿用组织化学而很少变化。详细方法各种电泳手册中都可查到。

电泳缓冲系统对蛋白的分离和酶显色有很大影响。SGE 分离同工酶一直沿用 60 年代到 70 年代初的方法:几种不同 pH 的缓冲液分别用于不同酶的电泳分离和染色。其共同点是胶的离子强度大大低于电极室缓冲液。胶的低离子强度有利于改变其 pH 以适合酶最高活性的需要。电极室缓冲液浓度高(10~30 倍于胶),可能是因为用量少而且胶不是直接与缓冲液接触而用滤纸或棉花做桥。有些人用 PAGE 代替 SGE 但仍为水平电泳,沿用 SGE 的缓冲系统。但多数 PAGE 用垂直电泳如 Studier 槽,电泳缓冲液用 Davis(1964)的不连续系统,分辨率极高。后来广泛应用的 Laemmli (1970)SDS PAGE 系统就是其改良。Davis 系统也可用于一些同工酶电泳分离,如过氧化物酶和淀粉酶,效果极佳(胡志昂 1981;王洪新和崔微,1983)。但用于另一些酶,分离和染色均差。可能是胶的离子强度和 pH 值对某些酶均太高了。我们最近试验了不同浓度缓冲液对垂直 PAGE 分离同工酶的效果。看来,高浓度的电极缓冲液并不必要。梯度胶明显改进酶的分离。证实了 McLellan 等(1981)将蛋白质反原位转移到 DEAE 纸(Diethylaminoethyl cellulose)的方法可以从一块胶得到好几个不同的酶谱。

动物血清、肌肉等都是分析酶和蛋白质的好材料。植物的种子、萌发的幼苗和芽也是好材料。多年生植物的叶含大量酚类物质,在提取酶时酚氧化为醌结合蛋白干扰电泳,所以要加酚吸附剂如吡咯烷酮、PVP 和抗氧化剂如抗坏血酸等。

植物种子蛋白的多样性比同工酶高得多(Gepts 1990)。我们用 SDS PAGE 和 PAGE 分析中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)的种子蛋白,发现至少有 17 个可能的变异位点。

3.2 RFLP

基本步骤是用限制性内切酶消化从生物中提取的 DNA(模板 DNA)为不同长度的片段,用琼脂糖电泳分离开,并转移到硝酸纤维素或尼龙膜上。然后用专一序列的标记 DNA(探针 DNA)在膜上与模板 DNA 杂交。最后用自显影、或显色或发光分析显示与探针同源的 DNA 片段。因为限制酶识别专一的碱基序列,因此, DNA 序列的变异会导致酶切点的消失或增加,限制片段的长度发生变化显示多样性。根据所用探针在模板上的拷贝数, RFLP 可分为两类。一类以 cDNA(基因转录物的反转录物)作为探针的一般 RFLP 方法,另一类以小卫星 DNA 为探针的 DNA 指纹分析(Fingerprinting)法。前者只产生少数、甚至一条杂交带,例如我们用渗调蛋白 cDNA 为探针,番茄、秘鲁番茄 DNA 等都只产生 1~2 条不同分子量的杂交带(Dong 等, 1992)。后者可以得到几十条带,多样性特别丰富(Jeffreys 等 1985),用于鉴别罪犯、诊断遗传病和病原;近来用来检测野生动植物群体的遗传结构。用于 RFLP 的限制酶常包括价格较低的 EcoR I、Hind III 等;用于 DNA 指纹的有 Hae III、Hinf I 等识别小卫星重复序列的酶。最初标记探针用放射性同位素如 ^{32}P , 近年来非放射标记和检测方法的发明克服了同位素半衰期短及放射性危害问题,应用越来越广泛(王洪新等, 1993)。尼

龙膜因其机械性好,一张膜可反复与不同探针杂交而优于硝酸纤维素膜。放射性标记用自显影检测,生物素、毛地黄苷标记用酶联免疫方法及酶显色。应用发光底物大大提高灵敏度,达到或甚至超过放射性标记的水平。有关模板 DNA 提取、限制酶使用、琼脂糖电泳、探针标记及检测的细节请见 Sambrook(1989)著名的实验手册。

3.3 以 PCR 为基础的各种检测 DNA 多样性的方法

Saiki(1988)用耐热的 DNA 聚合酶完善了聚合酶链式反应。第一步是用专一的一对引物(寡脱氧核苷)与变性的模板 DNA 形成部分双链(退火 38~65℃)。第二步是聚合酶催化从引物开始的 DNA 合成,即延伸阶段,45℃~75℃。第三步把合成的双链 DNA 再变性(88°~97°)为两条单链模板,模板 DNA 加倍。再经过一个退火、延伸和变性周期,模板增加到 4 倍。通过 30 个周期,模板 DNA 扩增百万倍。Jeffreys(1988)应用 PCR 于 DNA 指纹分析,提出可以鉴定单个细胞的基因型。Williams 等(1990)用单个人工合成的随机排列的 10 个碱基作为引物进行各种生物 DNA 扩增,用琼脂糖电泳可以检测到丰富的多态性,称为随机扩增多态 DNA(RAPD)。原理是这种短引物能同时识别模板 DNA 上不止一个同源位点同时扩增几个 DNA 片段。Caetano-Anolles 等(1991)改变扩增的条件,用更短的引物(6~9 碱基)进行 DNA 扩增,然后用 PAGE 及银染显示扩增产物,得到极高水平的多样性,称为 DNA 扩增指纹(DAF)。类似的方法还有 Q β replicase 扩增多态性。这些方法不经过花费时间的杂交阶段,所用的模板 DNA 量从微克级降到纳克甚至皮克级(1 微克=103 纳克=10 6 皮克),大大节省时间、实验材料和实验费用。

3.4 DNA 序列分析

DNA 测序是检测遗传多样性最彻底的方法。早期都用放射性标记。近来,同样是按 Sanger 双脱氧核苷原理,但用荧光物质标记合成的 DNA 片段,用激光光源检测,实现了 DNA 自动测序。PCR 应用于测序也提高了灵敏度。各种新的基因克隆方法的发明,使生物 DNA 全序列分析成为可能。

4 评价遗传多样性的统计方法

遗传多样性既然是种内群体内、群体间的遗传变异,因此必须用统计方法进行定量分析。在群体遗传学运用数理统计的长期历史中,建立了多种模型和参数计算方法。这里仅介绍最常用的几个,要详细了解可参看根井正利(1975, 中文版 1983)和 Hoelzel(1992)的书。

4.1 群体内基因多样性(Genic diversity)

$h = 1 - \sum x_i^2$, x_i 是 i 等位的频率。所有位点 h 的平均值为该群体平均基因多样性 H 。蛋白质和同工酶的变异经过经典遗传分析确定为等位或非等位编码后,各谱带在群体内出现的频率代表该等位的频率。那些需要很多年才进入生殖阶段的生物很难进行孟德尔分析,所以近来把独立变异的谱带认为是可能的等位。

4.2 群体间遗传一致性(Genetic identity, I)和遗传距离(Genetic distance, D)

$$I = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{1/2}$$

其中: x_i 是 x 群体 i 等位的频率;

y_i 是 y 群体 i 等位的频率。

$$D = -1nI$$

虽然最初这些参数是在假设随机交配并达到 Hardy—Weinberg 平衡时计算的,但也可用于近交群体。这些参数有其生物学含义。例如我们研究过的野大豆 (*Glycine soja*) 北京地区 13 个群体, Sp1 位点 h 值随群体变化从 0(无多样性)到 0.50(两等位的最大可能值)。不同群体间的遗传距离有的为 0,有的为无穷大。说明群体遗传结构的随机性,反映遗传上相互隔离的状况。这正是自交植物的特点。分析的 1300 植株在 Ti、Sp1 两个基因位点上都是纯合的,证明野大豆在自然条件下严格自交(胡志昂和王洪新等,1985)。我们最近用种子蛋白为基因标记研究了内蒙古毛乌素沙地中间锦鸡儿的遗传变异。虽然也是豆科植物,9 个群体 17 个位点的平均基因多样性 H 很接近,遗传距离都比较小。全部遗传多样性中 7.6% 在群体间,92% 在群体内。说明群体间有强大的基因流。一个植株取 20 粒种子进行电泳,蛋白谱有显著不同,说明有不同的花粉来源。证明锦鸡儿在自然条件下的异交性。将这些参数和生境的参数进行多次回归分析,可以进一步评价各位点的适应意义。

5 研究遗传多样性的理论意义和实际应用

从达尔文开始,遗传多样性的研究一直是进化理论的基础,群体生物学和进化生物学的核心。遗传多样性也是孟德尔首创并延续到今天进行遗传分析的基础,包括染色体连锁图到基因图谱直至全序列分析。群体遗传学的理论和连锁图曾为各种生物育种方案的确定作出了贡献。用 RFLP 和 RAPD 快速地绘制出重要作物、森林树种的饱和基因图谱并进行了抗性和产量性状位点的基因定位。分子标记大大加快了育种过程。对病原鉴定、疾病诊断,尤其是遗传病的诊断,作物品种和食品鉴定等一直是遗传多样性研究的应用领域。遗传多样性的研究也可作为濒危物种保护制定繁殖方案。

参考文献

- 王洪新,崔微. 1983. 山新杨(*Populus davidiana* \times *alba* var. *pyramidalis*)器官分化的激素调节及过氧化物酶同工酶的变化. 植物学集刊 第一集, 143—148
- 王洪新等. 1993. 生物大分子的非放射性标记. 植物学通报, 10(2):7—9
- 达尔文著. 1865. 周建人等译. 1955. 物种起源. 北京:生活 读书 新知三联书店, 57—61
- 麦克尼利等著. 1990. 李文军等译. 1992. 保护世界的生物多样性. 见:中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性译丛(一), 北京:中国科学技术出版社, 1—199
- 施立明,贾旭等. 1993. 遗传多样性. 见:陈灵芝(主编). 中国的生物多样性. 北京:科学出版社, 99—113
- 胡志昂. 1981. 杨属植物的过氧化物酶. 植物分类学报, 19:291—297
- 胡志昂,王洪新. 1983. 检测大豆种子蛋白 Sp1、Ti 两基因位点各等位酶方法的改进. 植物学报, 25: 532—536
- 胡志昂,王洪新. 1985. 北京地区野大豆天然群体遗传结构. 植物学报, 27: 599—604
- 胡志昂,王洪新. 1991. 蛋白质多样性和品种鉴定. 植物学报, 33(7): 556—564
- 根井正利著. 1975. 王家玉译. 1981. 分子群体遗传学与进化论. 北京:农业出版社
- Avery, O. T. et al. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Inductin of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneu —

- mococcal type III. *J. Exp. Med.* 79:137—158
- Caetano—Anolles, G. et al. 1991. DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary oligonucleotide primers. *Bio/Technology*, 9:553—557
- Davis. 1964. Disc electrophoresis II. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 121:404—426
- Dong, F. G. et al. 1992. Osmotin gene in plants and its transcription in *Vigna unguiculata* during salinity stress. *Chinese J. Bot.* 4:124—128
- Gepts, D., 1990. Genetic diversity of seed storage proteins in plants. In A. H. D. Brown et al (eds.). *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*. Sunderland: Sinauer Associates Inc., 64—82
- Hershey, A. D. and M. Chase. 1952. Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *J. Gen. Physiol.* 36:39—56
- Hoetzer, A. R. 1992. *Molecular Genetic Analysis of Populations*. London: IRL Press
- Hunter, R. L. & C. L. Markert. 1957. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*, 125:1294—1295
- Jeffreys, A. J. et al. 1985. Hypervariable minisatellite regions in human DNA. *Nature*, 314:67—74
- Jeffreys, A. J. et al. 1988. Amplification of human microsatellites by the polymerase chain reaction; Towards DNA fingerprinting of single cells. *Nucleic Acid Res.* 16:10953—10971
- Laemmli, U. K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227:680—685
- Lei Mei—Guey, et al. 1985. Two dimensional electrophoretic analysis of soybean proteins. *J. Agric. Food Chem.* 31:963—968
- Lewontin, R. C. and J. L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations II. *Genetics*, 54:595—609
- McLellan, J. and J. A. Ramshaw. 1981. Serial electrophoretic transfers: A technique for the identification of numerous enzymes from single polyacrylamide gels. *Biochem. Genet.*, 19:647—654
- Raymond, S. and L. Weintraub. 1969. Acrylamide gel as a supporting medium for zone electrophoresis. *Science*, 130:711
- Saiki, R. K. et al. 1985. Enzymatic amplification of beta—globin sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science*, 230: 1350—1354
- Saiki, R. K. et al. 1988. Primer—directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science*, 239: 487—491
- Sambrook, J. et al. 1989. *Molecular Cloning*, (2nd ed.). Cold Spring Harbor Lab. Press
- Smithies, O. 1955. Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. *Biochem. J.*, 61: 629—641
- Southern, E. M. 1975. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *J. Mol. Biol.*, 98: 503—517
- Watson, J. D., F. H. C. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acid, a structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature*, 171:737—738
- Williams, J. G. K. et al. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acid Res.* 18: 6531—6535

第九章 遗传多样性及其检测方法^①

葛 颂 洪德元

1 引言

遗传多样性是生物多样性的重要组成部分。一方面,任何一个物种都具有其独特的基因库和遗传组织形式,物种的多样性也就显示了基因(遗传)的多样性(施立明,1990;Millar 和 Libby, 1991);另一方面,物种是构成生物群落进而组成生态系统的基本单元,生态系统多样性离不开物种的多样性,也就离不开不同物种所具有的遗传多样性。因此,遗传多样性是生态系统多样性和物种多样性的基础,通常谈及生态系统多样性或物种多样性时也就包含了各自的遗传多样性(陈灵芝等,1993)。广义地讲,遗传多样性就是生物所携带遗传信息的总和,但一般所指的遗传多样性是指种内的遗传多样性,或称遗传变异。

遗传变异是生物体内遗传物质发生变化而造成的一种可以遗传给后代的变异,正是这种变异导致生物在不同水平上体现出的遗传多样性:居群(Population, 又译种群、群体)水平、个体水平、组织和细胞水平以及分子水平(Moritz 和 Hillis, 1990)。通常,遗传多样性最直接的表达形式就是遗传变异性的**高低。然而,对任何一个物种来说,个体的生命很短暂,由个体构成的居群或居群系统(宗、亚种、种)才在时间上连绵不断,才是进化的基本单位(Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1953)。这些居群或居群系统在自然界有其特定的分布格局(式样),故遗传多样性不仅包括遗传变异高低,也包括遗传变异分布格局,即居群的遗传结构(Hamrick, 1989)。例如,对大范围连续分布的异交植物来说,遗传变异的大部分存在于居群之内;而对以自交为主的植物来说,居群之间的遗传变异明显增大(Hamrick 和 Goldt, 1990)。对那些更为极端的以无性繁殖为主的植物来说,每个无性集群(Colony)在大部分位点上都是纯合的,形态变异也很小,但不同的无性集群之间都有很大或明显的差异,因为遗传变异分布在无性集群之间(Grant, 1991)。因此,居群遗传结构上的差异是遗传多样性的一种重要体现,一个物种的进化潜力和抵御不良环境的能力既取决于种内遗传变异的大小,也有赖于遗传变异的居群结构(Grant, 1991; Millar 和 Libby, 1991)。

对遗传多样性的研究具有重要的理论和实际意义。首先,物种或居群的遗传多样性大小是长期进化的产物,是其生存(适应)和发展(进化)的前提(Soltis 和 Soltis, 1991)。一个居群(或物种)遗传多样性越高或遗传变异越丰富,对环境变化的适应能力就越强,越容易扩展其分布范围和开拓新的环境,即使对无性繁殖占优势的种也不例外(Huenneke, 1991)。理论推导和大量实验证据表明,生物居群中遗传变异的大小与其进化速率成正比(Ayala 和 Valentine, 1979)。因此,对遗传多样性的研究可以揭示物种或居群的进化历史(起源的时间、地点、方式),也能为进一步分析其进化潜力和未来的命运提供重要的资料(Soltis 和 Soltis, 1991),尤其有助于物种稀有或濒危原因及过程的探讨(Millar 和 Libby, 1991; 陈灵

^① 本文得到国家自然科学基金“八五”重大项目(39391500)资助。邹喻苹教授、汪小全先生提供有关资料,谨致谢意。

芝等,1993)。其次,遗传多样性是保护生物学研究的核心之一。不了解种内遗传变异的大小、时空分布及其与环境条件的关系,我们就无法采取科学有效的措施来保护人类赖以生存的遗传资源(基因),来挽救濒于绝灭的物种,保护受到威胁的物种。“对于我们所不了解的对象,我们是无法保护的”(Falk 和 Holsinger, 1991)。对珍稀濒危物种保护方针和措施的制定,如采样策略、迁地或就地保护的选择等等,都有赖于我们对物种遗传多样性的认识(Schaal 等, 1991;陈灵芝等,1993)。再者,对遗传多样性的认识是生物各分支学科重要的背景资料。古老的分类学或系统学几百年来都在不懈地探索、描述和解释生物界的多样性,并试图建立一个能反映自然或系统发育关系的阶层系统以及建立一个便利而实用的资料(信息)存取或查寻系统(Heywood, 1976; Moritz 和 Hillis, 1990)。对遗传多样性的研究无疑有助于人们更清楚地认识生物多样性的起源和进化,尤其能加深人们对微观进化的认识,为动植物的分类、进化研究提供有益的资料,进而为动植物育种和遗传改良奠定基础。

其实,遗传多样性研究的重要性早就为人们所关注,也因此而成为本世纪上半叶遗传学的主攻方向,只是生物学家们一直苦于找不到度量遗传变异有效而又准确的方法(Hubby 和 Lewontin, 1966)。随着生物科学,特别是遗传学和分子生物学的迅猛发展,遗传多样性度量在技术和方法上经历了一个不断完善提高的过程,但仍然是困扰生物学家们的待解难题(Schaal 等, 1991)。本文将简要回顾遗传多样性研究的历史,然后对当前检测遗传多样性的主要方法及其优缺点作一评述,旨在为我国遗传多样性研究提供一些背景知识,推动我国尚属薄弱环节的遗传多样性研究的开展。

2 遗传多样性研究的历史回顾及研究方法的发展

早在上个世纪,生物进化论的创始人达尔文就在其划时代巨著《物种起源》(1859)中用大量的史料和证据揭示了生物中普遍存在的变异现象,并发现大部分变异都有遗传的倾向。虽然达尔文并不知道遗传变异是如何产生的,而且错误地用“泛生说”来解释遗传的机理,但遗传变异的重要意义已引起了他的高度重视,并被看成是生物进化的源泉。因为遗传变异为生物进化提供了原始材料,没有遗传变异,达尔文进化论的核心——自然选择就不可能起作用,“自然选择就是对遗传变异的差异性繁殖”(Ayaly 和 Valentine, 1979)。

然而,达尔文对遗传变异的研究仅停留在观察、描述和简单试验的阶段,这也受当时生物学发展水平所限。随着孟德尔定律的重新发现(1900)和随后遗传学的发展,生物学家们将遗传学的基本定律运用到生物居群中,对自然居群中到底存在着多少遗传变异——这一与进化直接有关的问题——进行了广泛的研究和长时间的争论,由此相应出现了两种截然不同的学说(理论)(Ayala 和 Valentine, 1979)。一种是古典(Classical)假说,为遗传学家 H. J. Muller 及其追随者所拥护。他们认为生物居群中的个体几乎在所有基因位点上都是“野生型”等位基因的纯合体,生物自然居群中遗传变异很少,进化起因于偶然发生的有利突变。与此相对,以 T. Dobzhansky 为代表的平衡(Balance)假说认为,生物居群在许多位点上都有两个以上的等位基因(复等位基因),不存在“野生型”或“正常型”之别,而且居群中的个体在大部分基因位点上都是杂合的,也即生物自然居群中存在大量的遗传变异,进化是许多位点上等位基因种类和频率的逐渐改变。为此,本世纪四五十年代,两个学派都在进行广泛的研究以寻找各自的证据,但研究的手段基本上是建立在形态学和染色体水平上。随着来自果蝇(*Drosophila*)、瓢虫(*Harmonia*)以及其它一些动植物研究资料的不断积累,尤其是对

果蝇染色体倒位多态现象的研究(Dobzhansky, 1953), 充分证实自然居群中确实存在着大量的遗传变异。事实上, 生物自然居群中的遗传变异早已为人们所注意, 并在长期的动植物引种驯化和遗传改良中被有意无意地加以利用。正是由于自然界的生物存在大量的遗传变异, 才使人们在长期的动植物品种改良方面取得了巨大的成效, 创造了许多家养动物和作物新品种或使其产量质量更符合人们的期望。例如在玉米的遗传改良中, 通过对高蛋白含量品系的选择, 已使一些品种的蛋白质含量从 10.9% 增加到 19.4%; 而对低蛋白含量品系的选择, 又使一些品种的蛋白质含量从 10.9% 降低到 4.9% (Ayala 和 Kiger, 1984)。可以说, 人工选择在许多家养或栽培物种的无数经济性状上都获得了成功, 包括乳牛、猪、羊、家禽, 玉米、水稻、小麦以及果蝇等许多实验动植物, 这些成功的选择充分说明生物居群中几乎在每一个性状上都有遗传变异存在 (Ayala 和 Valentine, 1979)。

早期研究遗传变异主要是在染色体和表型水平上进行的。虽然在染色体水平上发现了大量动植物自然居群中的变异 (Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1953), 尤其是染色体结构上的变异, 但这些变异的检测往往要借助于一定的细胞学或杂交等手段, 且无法准确地定量。因此, 尽管 Dobzhansky 对果蝇自然和实验居群中染色体变异进行了大量出色的工作, 但就连他本人在其代表作《遗传学与物种起源》(第三版, 1953) 中也不得不承认“在自然居群中所获得的遗传变异性的知识还远远不够”。

在表型水平上研究遗传变异最常用的方法就是利用能够起到遗传(基因)标记作用的表型性状, 包括符合孟德尔遗传定律的质量(单基因)性状(如豌豆的花色、种子形状, 果蝇的眼色、翅形, 人类的 ABO 血型等)以及居群中出现的一些稀有突变(如植物的白化、花柱异长等)。由于生物居群中这类单基因性状很少, 而且一些稀有突变往往对生物体具有有害效应(如致死、半致死), 故传统方法所利用的形态标记只能代表极少数的基因位点, 而且这些位点都是多态的, 因为只有在发现相对等位基因存在后(如豌豆花色的白花基因和红花基因; 果蝇眼色的白眼基因和红眼基因等等), 才能确定位点的存在。例如, 人类的 ABO 血型受单位点上三个复等位基因控制, 通过对人类居群中 A 型、B 型、AB 型和 O 型四种血型表型的研究, 可以得到该位点上等位基因的种类和频率以及在居群中的多态性。但是, 我们不能根据 ABO 血型基因位点的多态性来推断人类基因组中其它基因位点的多态性, 因为 ABO 血型基因位点的变异并不一定也不可能代表整个基因组的变异。即使我们选取了一大批符合遗传规律的单基因位点, 由于它们都是多态的(单态的我们检测不出来), 仍不能作为整个基因组的随机样本(代表)。换言之, 利用表型性状检测出的基因位点十分有限, 而且这些位点都是可变的(多态的), 因此无法知道基因组中不变位点的比例, 也就无法客观地度量遗传变异的大小 (Merrell, 1981)。另一方面, 在表型水平上还可通过对多基因决定的数量性状进行研究来分析控制这些数量性状表达的一大批基因位点的变异情况, 如研究生物的适合度 (Fitness) (生活力、结实量等) 及常见的形态性状等。然而, 由于这些数量性状既受遗传因素的控制也受环境条件的影响, 加上决定这些性状表达的都是一些效果微小、交互作用明显的多基因系统, 研究的困难很大。

尽管到本世纪中期, 自然居群中存在大量的遗传变异已为大量的观察实验以及对表型性状和染色体的研究所证实, 但由于技术上的原因却一直无法回答遗传变异的实际大小和居群的遗传结构 (Hubby 和 Lewontin, 1966; Ayala 和 Valentine, 1979)。1966 年, 可以说是遗传变异研究以至进化研究历史上发生重要转折的一年。Hubby、Lewontin、Johnson 和

Harris 分别报道了利用凝胶电泳技术结合酶的特异性染色对果蝇和人类居群遗传变异的定量研究,“打开了一种用全新方法研究天然居群变异的大门”(Merrell, 1981)。他们所用的方法就是后来在系统学和进化研究领域被广泛应用的同工酶电泳技术(Isozyme electrophoresis)(Murphy 等, 1990; 葛颂, 1994)。酶是基因的产物,是基因表达的结果,酶蛋白多肽链结构中的氨基酸序列,是由 DNA 结构基因所携带的遗传信息决定的。同工酶电泳技术就是针对同种酶不同分子形式(同工酶)的电泳谱带分析,来识别控制这些谱带表达的基因位点和等位基因,从而达到在基因水平上研究生物体的目的。虽然同工酶谱带也是一种表型,但通过一定的分析方法能够快速而简便地识别出编码这些谱带的基因位点和等位基因(Wendel 和 Weeden, 1989),尤其是选取一批受单位点不同等位基因编码的同工酶(即等位酶)作为整个基因组的随机样本,可以比较客观地度量生物遗传变异的大小并作为遗传标记研究其它相关问题(Soltis 和 Soltis, 1989; 葛颂, 1994)。同工酶(等位酶)在生物界普遍存在,并以共显性方式表达;而且酶电泳技术测定等位基因变异(替代)比较灵敏,方法简单,获取结果迅速。更为重要的是,在我们选定一批酶系统或位点作为遗传标记时是根据现有成熟的酶电泳技术和染色方法而定的,并未考虑这些酶系统或位点在样本中的变异情况,可变(多态)或不变(单态)的酶系统或位点均是同等对待的。因此,一批同工酶基因位点的变异可以较为客观地代表整个基因组的变异,可以对任何物种或居群的结果进行比较,这是区别于以往任何检测遗传变异方法或手段的核心(Ayala 和 Valentine, 1979)。正因如此,酶电泳技术的应用被看成是进化论迅速发展的重要原因之一(Ayala 和 Valentine, 1979),是当前分子系统学中应用最广泛的手段(Crawford, 1990; Moritz 和 Hillis, 1990)。

随着等位酶水平上研究工作的大量开展以及研究的不断深入,酶电泳技术的一些弱点或局限也被人们逐渐认识到。由于酶电泳技术只能检测编码酶蛋白的基因位点,所检测的位点数目也受现行酶电泳和染色方法所限而不可能很多(最常用的酶系统一般在 30 个左右)。因此,一批等位酶位点的变异并不一定代表整个基因组的变异;而且有一些“隐藏”的变异性可能无法通过酶电泳技术检测出来,故酶电泳技术可能会低估遗传变异的水平(Merrell, 1981)。进入 80 年代,分子生物学和分子克隆技术的发展带来了一系列检测遗传多样性更为直接的方法,即直接测定遗传物质本身——DNA 序列的变异。由于分析的对象就是 DNA,故遗传变异可以不依赖任何水平的表型而直接度量,避免了根据表型性状来推断基因型时出现的许多问题。如今,原则上已能够做到对任何生物基因组中任何片段进行分析,包括 DNA 的编码区和非编码区,保守区和高变区,以及核内 DNA 和细胞器 DNA。所以,来源于 DNA 的遗传标记几乎是无穷的,克服了等位酶遗传标记数量有限的不足。例如,根据 1990 年的统计,利用限制性内切酶分析已揭示出 2000 多个人类 DNA 多态位点(Avise, 1994)。此外,不同的 DNA 片段产生变异的分子机制不同,所包含的进化历史信息不同,可以用于不同目的的分析。纵观早期的 DNA-DNA 分子杂交,80 年代兴起的 RFLP 以及后来的“小卫星”高变序列的 DNA 指纹图谱(Moritz 和 Hillis, 1990; Schaal 等, 1991),直至新近发展起来的 RAPD 方法(Williams 等, 1990),都得益于分子生物学技术的发展和革新,也预示着更多新方法的出现。因此,虽然利用 DNA 技术来检测遗传多样性是近十年来才发展起来的新手段,有关的研究报道还有限,但 DNA 技术日新月异的发展预示着未来分子系统学研究的美好前景,也说明根据 DNA 资料来估测遗传多样性具有巨大的应用潜力。

3 检测遗传多样性的主要方法

如前所述,检测遗传多样性的方法随生物学,尤其是遗传学和分子生物学的发展而不断提高和完善,从形态学水平、细胞学(染色体)水平、生理生化水平逐渐发展到分子水平。然而,不管研究是在什么层次上进行,其宗旨都在于揭示遗传物质的变异。目前任何检测遗传多样性的方法,或在理论上或在实际研究中都有各自的优点和局限,还找不到一种能完全取代其它方法的技术(Schaal 等, 1991)。因此,包括传统的形态学、细胞学,以及同工酶和 DNA 技术在内,各种方法都能提供有价值的资料,都有助于我们认识遗传多样性及其生物学意义。下面我们将通过一些实例对检测遗传多样性的几种主要手段及其研究成果作初步的介绍。由于我们的专业和研究方向所限,大部分实例以对植物的研究为主。

3.1 形态学水平

从形态学或表型性状上来检测遗传变异是最古老也最简便易行的方法。由于表型和基因型之间存在着基因表达、调控、个体发育等一系列复杂的中间环节,如何根据表型性状上的差异来反映基因型上的差异就成为用形态学方法检测遗传变异的关键。通常所利用的表型性状主要有两类,一是符合孟德尔遗传规律的单基因性状(如质量形态性状、稀有突变等),另一类是根据多基因决定的数量性状(如大多数形态性状、生活史性状)。

Erickson (1945)对 *Clematis fremontii* var. *richlii* 的研究就是早期利用形态性状来研究植物天然居群遗传变异的一个很好的例子。Erickson 对该类群的分布范围和式样、居群结构和动态、生境特点、生活史特性、授粉生物学以及居群变异和分化进行了多年十分深入细致地研究。他发现该类群只分布于密苏里(Missouri)偏东相邻二个县约 400 平方英里的范围内,生长在特殊的石灰岩荒地上,并形成一种特定的空间分布格局。首先是个体组成集落(Aggregate)(平均含个体 97 株),再由集落组成草片(Glade)(平均含个体约 1000 株),草片进一步组成群丛(Cluster),许多群丛一起构成了小区(Region),在类群的整个分布范围(Range)内有许多的小区。由于对居群的空间结构十分清楚,Erickson (1945)选取了 1 个单基因性状和 5 个数量性状对该类群的居群遗传结构进行研究。所用的单基因性状是花瓣尖色斑的有无,5 个数量性状为花瓣长、宽,花瓣边缘宽和卷曲度以及叶片形态。结果表明,花瓣带色斑个体的频率在小区之间的差异达到极显著水平,而在草片之间无显著差异,而且带色斑个体频率由南向北明显增多,呈地理梯度(Cline)变异。5 个数量性状的统计分析表明,小区之间及小区内草片之间在全部性状上均出现明显的差异。与色斑频率一样,花瓣卷曲度也显示出由南向北的梯度变异。而同一草片的不同集落之间只在叶形上出现明显分化。结合种子散布机制、授粉和生殖特点,Erickson 认为该类群在很小的范围(草片)内就存在遗传上的分化,居群的有效大小为几百株个体(Erickson, 1945)。Learn 和 Schaal (1987)采用核糖体 DNA (rDNA)来研究该类群的遗传分化,结果和上述来自形态性状的分析十分相似,居群在同一草片内就出现亚分化,并推测遗传漂变、基因交流受阻是导致遗传分化的主要原因。类似出现许多地理或生态上遗传分化的研究还很多,这些分化具遗传基础,因此是种内遗传多样性的一种体现(Schaal 等, 1991),这已被早期经典的实验分类学或生态遗传学研究所证实(Turesson, 1922; Clausen 等, 1948)。

由于天然居群中,单基因性状很少,用其作为遗传标记来研究遗传多样性主要还是针对一些具有重要经济价值的农作物、林木和园艺作物及其野生近缘种(Allard 等, 1968; Price

等, 1985), 而且多利用这类单基因标记来研究交配系统、基因流和选择等进化因素(Hamrick, 1989)。相比之下, 针对数量性状的研究则由来已久, 通过对这些数量性状的研究同样能分析居群的遗传变异水平和遗传结构。Clausen 等(1948)对 *Achillea lanulosa* 生态型的研究就是被广泛引用的例子。这类研究已在大量的植物天然居群中开展, 并取得了许多有价值的资料。研究的性状包括具有系统学价值的形态性状, 也包括与植物适应相关的生理和生活史特性(如习性、物候、结实量、种子萌发和休眠、生活力等)(Venable, 1984)。由于这类表型性状的变异往往具有适应和进化上的意义, 对其进行研究不仅能初步了解类群遗传变异的大小, 更有助于了解生物适应和进化的方式、机制及其影响因素(Schaal 等, 1991)。因此, 不少研究试图从形态学水平上对稀有种和广布种的遗传变异进行对比研究。在 *Becium* 属中, Wild 和 Heyting (1966)利用叶片长、宽性状对稀有种 *B. homblei* 和广布种 *B. obovatum* 的遗传变异进行了初步研究, 发现广布种的变异性比稀有种明显大。Primack (1980)利用标本馆及野外采集的居群标本对车前属(*Plantago*)稀有种和广布种的形态变异进行了研究。他把该属 28 个种按地理分布范围从大到小归为 5 类, 广布种的分布范围可遍及几个大陆, 而稀有种分布范围则仅限于美国东南的局部地区, 研究的性状为分类上比较重要的 4 个生殖器官性状。结果表明, 不管是以整个物种为单位还是以种内居群为单位, 表型性状变异的大小与该种分布范围大小无关, 不同性状间变异系数的相关性也很弱。因此, Primack 认为在车前属中广布种和稀有种的遗传变异量是相近的, 一些种稀有的主要原因不在遗传方面而起因于历史或生态因素(Primack, 1980)。

表 1 黑云杉 10 个球果和种子性状的重复力及各等级变异在总变异中所占百分比

性状	球果 长	球果 宽	球果 干重	上部种 鳞长	上部种 鳞宽	中部种 鳞长	中部种 鳞宽	基部种 鳞长	基部种 鳞宽	种子 重量
重复力	0.567	0.521	0.554	0.290	0.343	0.534	0.507	0.398	0.242	—
变异来源										
居群间	21.4	9.0	17.6	14.9	16.3	24.0	18.1	34.7	45.7	22.3
居群内	46.3	50.6	46.9	36.5	23.6	43.1	43.0	20.3	20.3	77.7
个体内	32.3	40.4	35.5	48.6	60.1	32.9	38.9	45.0	34.0	—

(摘自 Khalil, 1984)

在许多针叶用材树种中, 不少研究以采自天然居群或林分的针叶、球果和种子为材料研究居群的变异、分化及其与环境因子的关系(Lester, 1968; Khalil, 1974, 1984; Parker 和 Maze, 1984)。尤其是设计一套有效的采样方案并结合多元统计分析方法, 可以揭示出这些性状受遗传控制的大小, 进而估计居群遗传变异的式样和遗传结构。例如, Khalil (1974, 1984)分别对加拿大 Newfoundland 地区的白云杉(*Picea glauca*)和黑云杉(*P. mariana*)天然居群的球果形态进行了遗传学研究。在对黑云杉的研究中, Khalil (1984)以等级方式从整个 Newfoundland 岛采集球果样本, 并对 9 个球果形态和 1 个种子重量性状进行测定。采样分三个等级, 即 22 个居群(第一等级)、每个居群选 10 个单株(第二等级)、每个单株采 20 个球果(第三等级)。然后利用方差、相关、回归等统计学方法对整个类群进行多方面的研究。首先, 他发现不同性状以及同一性状在不同居群中遗传变异所占比重不同, 即重复力(遗传力的估计值)有差异, 但重复力值均很高(统计显著), 说明这些性状明显受遗传控制, 尤其是球果长、宽、干重、中部种鳞长和宽受遗传的强烈控制(重复力值见表 1)。同时, 巢式设计方差分析表明, 所有性状在三个层次上的差异均达统计显著, 但受遗传控制比较强的几个性

状(除中部和基部种鳞长和宽外)最大部分变异(42.96%~50.59%)存在于居群内的个体间(表1),这和以往其它针叶树的研究结果很相似(Lester, 1968; Balut, 1969; Khalil, 1974);最后,回归分析表明球果形态性状与地理和气候因子高度相关(Khalil, 1984)。最近, Maley 和 Parker (1993)根据 19 个球果和种子性状及 14 个针叶性状,对北美短叶松(*Pinus banksiana*)天然居群的遗传变异进行了类似的研究,发现绝大部分变异存在于林分(居群)内个体之间及同一个体之内,只有 1.6%~18.9%(依不同性状而别)的总变异存在于采样居群之间。

在利用数量性状来研究遗传变异时,还有另一种更为科学和严密的方法,即数量遗传学方法。这种方法是通过特定的杂交试验和后代测定来分析性状在亲子代间的传递规律,将影响数量性状变异的遗传因素同环境因素区分开来,确定遗传因素在性状变异中的相对重要性;同时分析遗传和环境交互作用,甚至可以估算控制数量性状多基因的位点数目(Falconer, 1981)。数量遗传学方法估算的许多重要遗传参数(如狭义遗传力、加性方差、遗传协方差等),不仅能用来度量居群之间和之内遗传变异的大小,而且能推断类群中已发生过的进化事件(如选择)以及预期未来进化因素将如何影响类群(Billington 等, 1988; Schaal 等, 1991),这对珍稀濒危物种保护措施的制定和实施(如就地保护或迁地保护)具有重要的价值(Schaal 等, 1991)。迄今,对天然居群进行数量遗传学分析的研究报道还非常少(Mitchell—Olds, 1986; Billington 等, 1988),主要是因为这类研究必须进行严谨的试验设计和繁重的杂交和子代测定工作,而且对寿命很长的木本多年生植物及杂交难以实施的类群很难开展(Schaal 等, 1991)。

由此可见,利用表型(形态)性状来研究遗传变异是简便易行且快速的手段,甚至可直接利用野外采集的样本或标本进行分析,如前述 *Clematis*, *Plantago*, *Picea* 等属的研究。如果在此基础上辅助以移栽、子代测定等试验手段,或者应用更为严密的数量遗传学方法,无疑能对研究对象遗传变异的大小有一个基本的认识。正如 Schaal 等(1991)所说,在许多场合,利用形态性状来估测遗传变异是最现实的方法,尤其是当需要在短期内对变异性有所了解或在其它生化方法无法开展之时,形态学手段不失为一种有价值的选择。

3.2 染色体水平

染色体是遗传物质的载体,是基因的携带者。与形态学变异不同,染色体变异(畸变)必然导致遗传变异的发生,是生物遗传变异的重要来源。早在上个世纪末,De Vries 就在普通月见草(*Oenothera lamarckiana*)中发现了一种突变型,其组织和器官要比普通月见草大得多,因而被定名为一个新种—巨型月见草(*O. gigas*)。当时 De Vries 把巨型月见草看成是普通月见草基因突变的产物。然而,十多年后的细胞学研究表明,巨型月见草体细胞染色体数为 $2n=28$,正好比普通月见草染色体数($2n=14$)多一倍,说明染色体数目的变异可以导致遗传性状的改变。后来在大量的动植物细胞学研究中都发现了染色体在数目和结构上的变异,这种变异不仅出现在种间,也经常发生在种内。事实上,在任何生物类群的天然居群中都可能存在或大或小的染色体变异,这些变异在进化过程中起着十分重要的作用(Stebbins, 1950; Merrell, 1981)。染色体变异主要体现为染色体组型特征的变异,包括染色体数目变异(整倍性或非整倍性)以及染色体结构变异(洪德元, 1990)。

表 2 植物中一些典型的种内染色体数目变异

物种	染色体数目变异	资料来源
整倍性变异		
<i>Artemisia douglasiana</i>	18, 36, 54	洪德元, 1990
<i>Frazinus chinensis</i>	46, 92, 138	李懋学等, 1991
<i>Lesquerella engelmannii</i>	12, 24, 36, 48	洪德元, 1990
<i>Najas guadalupensis</i>	12, 36, 42, 48, 54, 60	游 浚, 1992
<i>Sedum wrightii</i>	24, 48, 72, 96	洪德元, 1990
整倍性和非整倍性变异		
<i>Cardamine pratensis</i>	16, 24, 28, 30, 32, 38, 40, 42~55, 56, 60, 64, 73, 56-80, 84, 88, 90, 96	Heywood, 1976
<i>Chaenactis douglasii</i>	12, 13, 14, 15, 18, 24, 25, 26, 27, 28, 36, 38	Stussy, 1990
<i>Claytonia virginica</i>	12, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 31, 32, 34, 36, 41, 48, 72	Stussy, 1990
<i>Ottelia alismoides</i>	22, 28, 38, 40, 42, 44, 48, 50, 52, 55, 56, 60, 64, 66, 68, 72, 110, 132	何景彪, 1991
<i>Polygonatum verticillatum</i>	16, 18, 22, 24, 28, 30, 54, 58, 60, 64, 66, 84, 86, 90, 91	杨继等, 1992

种内染色体的整倍性变化在动物中是不常见的, 主要出现在一些孤雌生殖的种类中, 这可能在于多倍体会破坏动物性染色体和常染色体之间的平衡(Ayala 和 Valentine, 1979; Merrell, 1981)。可是, 多倍性在植物中广泛存在, 大多数有染色体资料的被子植物科都有一些种呈现种内多倍性(洪德元, 1990)。根据 Lewis 对双子叶植物的统计, 种内多倍性涉及 114 科 660 属大约 2800 个种, 也即大约 7% 的双子叶植物种有种内多倍性。由于未做染色体计数的类群还很多, 实际的多倍性比例会更高。某些多年生草本占优势的科和属, 如毛茛科、蓼科、十字花科、蔷薇科、豆科和菊科等, 种内多倍性非常普遍(洪德元, 1990)。例如, 在大约 200 个种的委陵菜属(*Potentilla*)中就有 60 个种具种内多倍性变化。许多植物种内染色体倍性变化很大(表 2)。除了整倍性变化外, 染色体数目也可不成倍增加, 即非整倍性变异。尽管非整倍体常造成发育失败或不正常, 因而在进化中的意义不大(Ayala 和 Valentine, 1979; Merrell, 1981), 但在不少动植物种内, 非整倍性变异仍是很普遍的现象。表 2 列举了一些具有丰富的种内染色体变异的植物种, 许多整倍性变化还伴随着非整倍性变化, 其中十字花科的草甸碎米荠(*Cardamine pratensis*)种内就发现了多达 54 种染色体数目, 实属惊人(Heywood, 1976)。同时, 一些种内会按两种不同基数整倍性地变化。如张大明(1991)在对云南、四川、浙江等地麦冬(*Ophiopogon japonicus*)9 个居群的检测中, 发现该种有两种染色体基数, $x=17$ 基数的有 $2n=34$ 和 $2n=68$ 两种倍性; $x=18$ 基数的有 $2n=36$ 、72 和 108 三种倍性, 而且两种倍性系列各有其最适的生境, $x=17$ 系列的产地多低于 $x=18$ 系列的产地。还有不少研究发现, 即使在同一居群内也会有染色体数目的变化, 如中华地鳖(*Eupolyphaga sinensis*)在成都的居群 $2n=23, 24, 25$; 而在昆明的居群 $2n=33, 34, 35$ (施立明, 1990)。植物中的报道就更多, 如表 2 中种内染色体数目变异极大的 *Claytonia virginica*(马齿苋科)在美国得克萨斯州的一个居群中, 就发现染色体数目可从 $2n=14$ 变化到 $2n=41$ (常见的为 $2n=24\sim 26$ 和 $28\sim 32$), 比例最高的数目逐年不同(洪德元, 1990)。此外, 超数染

色体(B 染色体)在种内的变化也很大(洪德元,1990; 陈灵芝等,1993)。

和染色体数目的多态性相比,染色体结构变异在种内就更为常见。据 White(1978)估计,结构变异的频率大约为 500 个个体中有一个发生。在某些类群中,变异频率大大超过此数(洪德元, 1990),只是由于结构变异不象数目变异那样容易观察和分析。由于果蝇的唾腺染色体比体细胞染色体大几百倍且有明显的横纹,是观察染色体结构变异的极好材料,因而染色体结构变异的研究在果蝇中开展最多,尤其是倒位多态现象。实际上,在实验群体遗传学的初期,作为探索居群中遗传变异的主要线索就是利用果蝇的染色体倒位。在果蝇属中,染色体倒位随物种不同而有很大差别。有些种中,所有的染色体均表现出倒位多态性,如欧洲的 *D. subobscura* 和美洲热带的 *D. willistoni*,在这 2 个种中已鉴别出 40 多种不同的倒位;而在另一些种中,倒位主要集中在某一条染色体上,如北美 *D. pseudoobscura* 中的倒位只出现在第三染色体,其上鉴别出的倒位类型已达 20 多种,而且这些倒位的种类和频率在地理及时间(季节)上均有变化(Ayala 和 Valentine, 1979; Merrell,1981)。如在美国加州 *D. pseudoobscura* 居群中最常见的倒位类型是 ST、AR、CH 三种,从 1939 年到 1946 年的调查证实,ST 的频率从 3 月份开始减少,到 6 月最低,随后从夏季开始回升直到 10 月份又达到 3 月的水平;而 CH 的变化正好与 ST 相反,在 6 月份达到最高频率(Dobzhansky, 1953)。另一些调查表明,海拔高度不同也将导致倒位频率的变化。如表 3 所示,在加州 Sierra Nevada 山不同海拔高度的居群中,ST 倒位类型的频率随海拔增高而逐渐减小(从 850 英尺处的 46%减少到 1 万英尺处的 10%);而 AR 倒位类型的频率则随海拔增高而增大。因此,大量证据表明,染色体的多态现象具有重要的生物学功能,是适应环境的一种重要方式(Dobzhansky, 1953)。在植物中,由于玉米的 10 条染色体在形态上可以相互区别,是研究染色体结构变异的好材料。而在植物天然居群中,发现染色体倒位最多的大概是 *Paris* 和 *Paeonia* 两属。Geitler(1937,1938)发现在 Tyrol 这个地区,*Paris quadrifolia* 居群中每个个体都是一个或几个倒位的杂合体,倒位可发生于每条染色体臂上,*Paeonia* 属的一些种也有这类现象(Stebbins, 1950)。在植物中,记载过倒位的种类很多,比除果蝇以外动物中的倒位更常见(Dobzhansky, 1953)。除了倒位外,其它染色体结构上的变异(缺失、重复、易位)在动植物居群中也并非少见,都是构成染色体多态现象的重要因素(Stebbins, 1950; Dobzhansky, 1953)。

表 3 加州 Sierra Nevada 山不同海拔高度上 *D. pseudoobscura*
居群第三染色体上不同倒位类型的频率

海拔 (英尺)	倒位类型频率(%)			
	ST	AR	CH	其它
850	46	25	16	13
3 000	41	35	14	10
4 600	32	37	19	12
6 200	26	44	16	14
8 000	14	45	27	14
8 600	11	55	22	12
10 000	10	50	20	20

(摘自 Dobzhansky, 1953)

除了数目和结构上的变异外,染色体水平上的多样性还可体现在染色体的形态(着丝点

位置)、缢痕和随体等核型特征上,这些特征的变异使种内出现细胞型的多样性。如在欧洲绵枣儿(*Scilla antumnalis*)中,已发现了多达 19 种细胞型,包括多倍性、非整倍性、结构和 B 染色体等特征上的差异,且许多细胞型有其特定或最适的分布区(Hong, 1982)。随着染色体研究技术的不断发展,如分带技术、细胞原位杂交方法的应用,无疑能在染色体水平上揭示出更多的遗传多样性。

3.3 等位酶水平

等位酶是由单位点上等位基因编码的同工酶,是借助于特定的遗传分析方法确定的一种特殊的同工酶(Gottlieb, 1981; 葛颂, 1994)。由于等位酶谱带同等位基因之间的明确关系,使其成为一种十分有效的遗传标记,是近一二十年来检测遗传多样性应用最普遍的方法。迄今已积累了十分丰富的资料,并在采样原则、实验方法、数据处理和结果分析方面形成了一套统一的标准(Soltis 和 Soltis, 1989; Crawford, 1990),尤其是建立了度量遗传变异和居群遗传结构的定量指标,使整个生物界遗传多样性的研究结果可以在共同的基础上进行比较。

表 4 是 Ayala 和 Kiger(1984)对一些主要动植物天然居群遗传多样性研究的总结,这些数据都来自等位酶研究的结果,涉及 125 个动物物种和 69 个植物物种。其中,多态位点比例(P)和平均期望杂合度(He)均是衡量遗传多样性水平的指标。前者表示多态位点(有 2 个以上等位基因的位点)在总位点中所占的比例;后者表示在满足遗传平衡条件下,每个个体带有杂合位点的比例或者在每个位点上呈杂合状态的个体的比例。由表可见,各类生物中的遗传变异水平都能以数值的形式表示出来,这些数据充分说明生物中遗传变异的数量是很高的。以变异水平较低的鸟类为例,其平均多态位点比例为 0.145,平均期望杂合度为 0.042。也就是说,假如鸟类平均有 1 万个结构基因,则应有 1450 个基因位点是多态的,平均每个个体大约有 420 个位点是杂合的,因此每个个体都具有产生 2 420 种不同配子的潜力,由这些配子组合成的基因型种类无疑是个天文数字。这正是自然界无法找到两个遗传基础完全相同个体的原因。从表 4 还可以看出,无脊椎动物的遗传变异水平比脊椎动物高得多,前者多态位点比率(0.469)接近后者(0.247)的 2 倍,而平均杂合度则为后者的 2 倍多(0.134 对 0.060)。植物的变异水平也很高,接近无脊椎动物的水平。然而,无论是动物还是植物,遗传变异水平会依类群或物种生物学特性不同而有很大的差别。如同是植物,自花授粉物种与异花授粉物种之间在遗传多样性上平均相差 3 倍左右(表 4)。

表 4 一些主要动植物天然群体中的遗传变异

生物类群		物种数	每个物种平均 检测的位点	多态位点比例 (P)	期望杂合度 (He)
无脊椎动物	果蝇	28	24	0.529	0.150
	黄蜂	6	15	0.243	0.062
	其它昆虫	4	18	0.531	0.151
	海洋动物	14	23	0.439	0.124
	陆地蜗牛	5	18	0.437	0.150
脊椎动物	鱼类	14	21	0.306	0.078
	两栖类	11	22	0.336	0.082
	爬行类	9	21	0.231	0.047
	鸟类	4	19	0.145	0.042
	哺乳类	30	28	0.206	0.051

生物类群		物种数	每个物种平均 检测的位点	多态位点比例 (P)	期望杂合度 (He)
植物	自交种	33	14	0.179	0.058
	异交种	36	11	0.511	0.185
平均	无脊椎动物	57	22	0.469	0.134
	脊椎动物	68	24	0.247	0.060
	植物	69	13	0.345	0.121

(引自 Ayala 和 Kiger, 1984)

研究遗传变异大小为研究物种的进化历史、适应和进化的机制提供了重要的资料。如前所述,裸子植物如松属 (*Pinus*), 大多数物种都具有很高的遗传变异水平,居群间的遗传分化很小(见表 5)。然而, Fowler 和 Morris (1977) 对广布于美国北部和加拿大的脂松 (*Pinus resinosa*) 的等位酶研究发现,其遗传多样性水平非常低($P=0.10$), 结合形态学、物候、木材性状以及地史等研究发现,脂松遗传多样性水平很低是因为经历过至少一次“居群大小的剧烈缩减”,推测在更新世约 2 万年前冰川作用给该种带来严重的瓶颈(Bottleneck)效应。即该种原来广布北美,由于冰川作用使其分布区不断缩小,并迁移到美国东南部的避难所(现仍有零星单株分布),最后幸存了少量个体,现今的分布只是由该种单个“残遗”居群重建的。同样的情况也发生在许多其它裸子植物和被子植物中(Karron, 1991; Grant, 1991; Millar 和 Libby, 1991)。此外,伴随着居群缩小而出现的随机遗传漂变、近交等因素均会造成遗传变异的下降,威胁物种的生存(Soltis 和 Soltis, 1991)。如已发现大熊猫实际上被隔离为 30 多个小居群,每个居群不到 50 头甚至不到 10 头(陈灵芝等, 1993), 这样的居群结构无疑不利于该种的生存和发展。

表 5 不同类型植物的遗传变异水平和居群分化大小

	物种数	P	He	Gst
分类地位				
裸子植物	55~80	0.709	0.173	0.068
双子叶植物	246~338	0.448	0.136	0.273
单子叶植物	80~111	0.592	0.181	0.231
生活型				
一年生	146~190	0.507	0.161	0.357
短命多年生草本	119~159	0.413	0.116	0.233
短命多年生木本	8~17	0.418	0.097	0.088
长命多年生木本	110~131	0.647	0.177	0.076
分布范围				
特有种	52~100	0.400	0.096	0.248
狭域种	82~115	0.451	0.137	0.242
地区种	180~193	0.529	0.150	0.216
广布种	85~105	0.589	0.202	0.210
繁育系统				
自交	78~123	0.418	0.124	0.510
混合、动物	60~85	0.400	0.120	0.216
异交、动物	124~172	0.501	0.167	0.197
异交、风媒	102~134	0.661	0.162	0.099

(摘编自 Hamrick 和 Godt, 1990)

等位酶方法不仅能定量地估计遗传变异水平的高低,还可以有效地度量居群的遗传结构,即遗传变异在居群中的分布(Hamrick, 1989)。了解居群的遗传结构对进化和保护生物

学研究尤为重要。因为不同的居群遗传结构是各种进化因素共同作用的结果,决定了物种保护应采取什么样的策略和措施。不久前,Hamrick 和 Godt(1990)对植物中利用等位酶研究遗传变异的报道进行了总结,包括涉及 165 属、449 种共 653 篇研究结果。他们运用统计学方法从居群和物种两个水平上分析了等位酶多样性与物种系统位置、生活型(习性)、分布地区、分布范围、繁育系统、种子传播方式、生殖模式和演替阶段 8 个因素之间的关系。结果表明,分布地域广、寿命长、基因交流频繁、结实量高以及处于演替阶段末期群落中的物种具有较高的遗传变异水平,而影响居群遗传结构的最重要因素是繁育系统方式和基因交流程度(Hamrick 和 Godt,1990)。表 5 是我们从 Hamrick 和 Godt (1990) 的总结中摘录的部分结果,这些数据不仅体现出不同类型植物种具有不同的遗传变异大小,而且定量地表达了居群的遗传结构。其中, G_{st} 值代表居群间遗传变异占总遗传变异的比值。由表 5 可见,繁育系统方式对居群遗传结构影响最大。自交种平均起来,一半多(51%)的遗传变异存在于居群之间;而异交风媒种大部分遗传变异存在于居群之内,只有 9.9%的遗传变异存在于居群之间。最典型的就是裸子植物,其遗传变异水平是植物中最高的,而遗传变异的绝大部分(93.2%)存在于居群之内。这是因为大多数裸子植物种分布范围广、寿命长、风媒异花授粉、结实量高,这些特性都有利于遗传变异的产生和保持,促进了居群之间基因的频繁交流,从而限制了居群间的遗传分化(葛颂,1988; Hamrick,1989)。

Abbott 和 Gomes(1989)利用 17 个等位酶位点对自交种拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的 16 个居群进行了遗传多样性测定,发现该种遗传变异水平很低,多态位点比率为 0.165,平均期望杂合度为 0.061,而且大部分(61.6%)的遗传变异存在于居群之间。与此成为鲜明对照的是对刚松(*Pinus rigida*)的研究。通过利用 15 个等位酶位点对该种 4 个居群的测定,发现多态位点比率高达 0.966,平均期望杂合度为 0.170;可在总的遗传变异中,只有 1.1%的变异存在于居群之间($G_{st}=0.011$)(Hamrick 等,1979)。因此,如果我们要保存或保护这两个种的遗传资源,就应该有完全不同的采样策略。对刚松来说,应该采集较少的居群而较多的居群内个体,因为遗传变异的绝大部分存在于居群之内;而对拟南芥来说,我们不仅要采集一定的居群内个体,更应采集较多的居群,以免丢失不同居群所贮存的遗传变异。由此可见,对居群遗传结构的了解对保护生物学工作具有指导作用。

正如 Schaal 等(1991)所说,等位酶电泳技术的应用极大地扩展了我们对生物遗传变异和进化的认识,没有它,我们对非栽培植物的遗传结构几乎是一无所知。然而,酶电泳技术在我国遗传多样性研究中还远未得到充分利用,尤其是利用电泳技术筛选出一批等位酶位点,并进行遗传多样性研究在我国才刚刚开始,为数不多的研究也主要是涉及具有较大经济价值的动植物类群(陈灵芝等,1993),而且在实验技术和方法上比较落后。鉴于等位酶分析具有实验条件简单、成本较低、结果快速可靠等优点,在我国现有条件下,是值得大力提倡的遗传多样性检测手段。

3.4 DNA 水平

DNA 是遗传信息的载体,遗传信息就是 DNA 的碱基排列顺序。因此,直接对 DNA 碱基序列的分析和比较是揭示遗传多样性最理想的方法。但是,除了几种模式生物外,要想进行 DNA 全序列分析在可预见的将来都是不现实的(Avise, 1994),更不用说基于个体水平上的检测。因此,目前 DNA 分析技术主要是针对部分 DNA 进行的。从原理上可大致分为两类:一类是直接测序,主要是分析一些特定基因或 DNA 片段的核苷酸序列,度量这些片段

DNA 的变异性;另一类是检测基因组的一批识别位点,从而估测基因组的变异性(Schaal 等,1991; Avise, 1994)。

直接测序是一件费时、费力、经济投入很大的工作,尤其是在被分析的个体数量较大时不太现实;加上目前测序工作主要是针对一些比较保守的 DNA 片段,如 Rubisco 大亚基基因、rDNA 部分片断等等,使序列分析主要应用在动植物系统发育推断和宏观进化研究方面。相比之下,对特定基因组或 DNA 片段识别位点的研究则十分普遍。最常见的是限制性片断长度多态 DNA(RFLP)方法。RFLP 技术是用特定的方法将核(n)DNA、叶绿体(cp)DNA、线粒体(mt)DNA 或者总 DNA 提取出来,用已知的限制性内切酶消化、电泳印迹,再用 DNA 探针杂交并放射自显影,从而得到与探针同源的 DNA 序列酶切后在长度上的差异。如果是经过纯化的小分子 DNA(如 cpDNA 或 mtDNA),酶切电泳后可直接显色得到片段长度上的差异(Avise,1994)。换句话说,RFLP 是根据特定限制性内切酶所识别的位点(碱基数目 4 个到 10 个不等)是否存在而确定的。对某一特定的限制性内切酶而言,识别位点上碱基的替换(突变),DNA 片段上一个或多个碱基对的缺乏或插入以及重组等,均可导致限制性片段长度上的多态性(Moritz 和 Hillis, 1990)。迄今已分离到的限制性内切酶种类已有 500 多种,各自均有其特异的识别序列(位点);而作为探针的 DNA 片段可以来自叶绿体基因组、核糖体(r)DNA、单拷贝基因(如 ADH-1)以及高变序列等等(Schaal 等, 1991)。因此,利用各种限制性内切酶及 DNA 探针进行组合,将能得到一大批 DNA 标记,有效地揭示出 DNA 水平上的遗传多样性。

叶绿体 DNA 是迄今研究最多的一类基因组,其分子量小(一般在 10 万到 20 万对碱基)、结构简单、单亲遗传,很适合遗传分析;而且 cpDNA 分子进化的速度很慢,比较保守,故早期的大部分研究以 cpDNA 的 RFLP 为遗传标记来揭示种间关系或推断种上的系统发育(Palmer 等, 1983; Soltis 和 Soltis, 1992)。随着 cpDNA 研究资料的积累,已发现种内居群间和居群内个体间均存在 cpDNA 变异,包括片段的插入或缺失以及碱基的替换(Schaal 等, 1991; Soltis 和 Soltis, 1992),因为叶绿体基因组中也有一些片段变异程度较高,对这些区段 RFLP 的研究可以有效地度量种内的变异(Wagner 等, 1987; Szmidt 和 Wang, 1991)。Neale 等(1988)对来自以色列和伊朗野生大麦(*Hordeum vulgare*)的 cpDNA 多样性进行了研究。在来自 30 个居群 245 份样品中,检测出了 3 种叶绿体基因型,其中 19 个居群为单态的,6 个为二态的,剩下的 5 个居群含有全部 3 种基因型;而且这些基因型的分布并非随机,野生种的 cpDNA 变异比栽培种更丰富(Neale 等, 1988)。类似的研究还不少,在 *Brassica napus* 种内已检测的 97 个个体中,就发现了 7 种 cpDNA 变异,甚至在 *Lisianthus skinneri* 的 3 株个体中就发现了 3 种变异类型(Harris 和 Ingram, 1991)。根据 Harris 和 Ingram (1991) 的统计,已有 60 个类群中报道了种内 cpDNA 变异,而且许多变异是在采样个体数较少时发现的。cpDNA 在种内存在变异不仅说明进行种上系统发育研究时应加大样本中个体的数目,而且意味着 cpDNA 可以成为检测遗传多样性的可靠标记(Schaal 等, 1991)。与此同时,线粒体(mt)DNA 是具有潜在应用价值的另一类细胞器 DNA,虽然植物中的线粒体基因组比较复杂,开展的研究还很少(Ecke 和 Michaelis, 1990),但在动物的研究中却有不少成果(Avise,1994)。如张亚平和施立明(1991)以 20 种限制性内切酶对来自我国 20 个地区以及缅甸、越南共 36 只猕猴(*Macaca mulatta*)的 mtDNA 多态性进行了检测,共得到 23 种限制性类型,并据此划分出几个独立的种下类群,对中

国猕猴的起源和扩散提供了重要资料(陈灵芝等,1993)。

在系统学和进化研究中,核糖体(r)DNA 常常是被分析的对象,也是迄今研究最多的核基因(Schaal 和 Learn, 1988; Crawford, 1990)。rDNA 编码核糖体 17S, 5.8S 和 27S 亚基,在核基因组中以首尾相连的方式连续排列,拷贝数目从 3000 到 14000 不等。其中的编码区十分保守,很适用于高分类等级的系统学研究;而非编码区高度变化,可用于遗传多样性检测和微观进化的研究(Avise, 1994)。Schaal 等(1987)对天蓝绣球属的广布种 *Phlox divaricata* 2 个亚种 8 个居群的 rDNA 进行了详细的研究,结果发现每个居群都有其独特的 rDNA 变异类型,可以根据所含变异类型的数目(2~6 个)把居群区别开来;而且亚种 subsp. *laphamii* 比亚种 subsp. *divaricata* 的变异性低,进一步证实了形态学的推论;亚种 subsp. *laphamii* 是由亚种 subsp. *divaricata* 衍生来的。在 Rogers 等(1986)对 *Vicia faba* rDNA 的研究中,发现单个个体就含有多达 20 种变异类型。此外,在许多针叶树的研究中也发现 rDNA 在居群之间和居群内个体间存在丰富的变异性,包括 rDNA 拷贝数目的变异(Szmidt 和 Wang, 1991)。另一方面,在高等真核生物的基因组中存在大量的非编码重复序列,其进化速率很快,体现出高度的多态性,被称为高变(Hypervariable)或小卫星(Minisatellite)DNA(Jeffreys 等, 1985)。例如人类的一些小卫星序列散布在整个基因组中,使许多位点呈杂合状态,这些杂合(高变)位点通常超过 90%(Schaal 等, 1991)。这些序列在许多动植物物种中都是高度变异的,甚至可以成为基因型所特有的“遗传指纹”,因此利用这些特异性很强的遗传标记可以检测个体之间的差异,故又被称为 DNA 指纹(图谱)技术(Jeffreys 等, 1985)。已有一些利用小卫星 DNA 来检测栽培和野生植物变异性的报道,不仅能估计居群之间和之内的遗传多样性,而且能确定居群实际存在的基因型(Schaal 等, 1991)。不过,DNA 指纹技术成本较高,限制了其应用的范围(Lewin, 1989)。

虽然 RFLP 是一种十分有效的遗传标记,但 RFLP 分析需要比较完善的包括多种酶切、标记、分子杂交等技术的实验室,而且工作量大、成本高以及放射性标记所存在的安全性问题,使其应用受到一定的限制。随着聚合酶链式反应(PCR)技术的建立,通过利用一对特定的寡核苷酸片段为引物在耐热 Tag DNA 聚合酶催化下,数小时乃至几十分钟内就可将目的基因扩增至上百万倍,这一技术上的发明很快带出了一种新的遗传标记技术——随机扩增多态 DNA(RAPD)技术(Williams 等,1990),并开始应用于遗传育种、进化等许多研究领域,包括遗传多样性检测(卢江,1993)。Huff 等(1993)采用 RAPD 技术检测了禾本科异交种 *Buchloe dactyloides* 4 个居群之间和居群内个体间的遗传多样性。所用的 10 个引物检出了 98 个多态位点,每个居群内都有十分丰富的变异,甚至每个个体在遗传上都很独特;而且居群之间也有明显分化,来自墨西哥的 2 个居群与来自美国得克萨斯州的 2 个居群相比,居群内的变异更大,而居群间变异偏小,墨西哥和美国居群间出现明显的分化。在这个异交种中,遗传变异的式样与以往报道的自交种的情况明显不同(Huff 等,1993)。又如,在以往对脂松形态、等位酶等的研究发现,这个广布种遗传变异水平非常低,并推测是冰川作用的结果(见前述)。Mosseler 等(1992)采用 69 个引物对该种进行了验证,结果发现多态性程度很低,明显低于其它裸子植物种,来自 RAPD 的证据完全支持以往的研究结果和推论。类似的研究还很多,这些研究充分说明 RAPD 方法是检测遗传多样性很有潜力的分子生物学手段(卢江,1993;Avise, 1994)。

4 结语

综上所述,遗传多样性可以体现在从形态到DNA的各个不同水平上,故对其检测的方法可建立在不同层次的研究上。由于上述检测遗传多样性的方法各有其利弊,在实际应用中应根据具体情况进行选择。通常形态学和细胞学方法能快速地对遗传变异大小有一个大致的了解。等位酶分析在技术上比较成熟,且能从分子水平上对基因组遗传变异的大小进行较为客观的度量,而且该方法实验条件简便、快速而经济,因此在现有的大多数实验室均可开展起来。DNA分析是未来发展的方向,应用潜力很大;且技术上的改进和发展迅速,尤其是对一些具有较大生物学意义和经济价值的类群,值得从DNA水平进行深入的分析(Schaal等,1991)。但是,上述各种研究方法并不互相排斥,都能提供许多有价值的信息。我国是个生物资源十分丰富的国家,又是生物多样性受到严重威胁的国家之一(陈灵芝等,1993)。对生物多样性的认识和研究在我国起步不久,对其中遗传多样性的研究尤为薄弱(施立明,1990;陈灵芝等,1993)。不仅研究的类群少,而且研究的水平低,甚至对诸如“国宝”大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)和“活化石”银杉(*Cathaya argyrophylla*)这类我国特有重要类群遗传多样性的认识还几乎是空白。因此,尽快采用各种研究方法,包括传统的形态、细胞、生化技术以及现代的分子生物学手段来研究、评估我国生物类群的遗传多样性,并制定出合理的利用和保护措施,是我国生物科学工作者义不容辞的责任。

参考文献

- 卢江. 1993. 随机放大多态性DNA(RAPD)——一种新的分子遗传标记技术. 植物学报, 35(增刊):119—127
- 张大明. 1991. 沿阶草族的染色体研究及系统学问题的探讨. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所
- 杨继, 汪劲武, 李懋学. 1992. 黄精属细胞分类学研究. III. 国产6种黄精的染色体数目和核型. 武汉植物学研究, 10(3):201—206
- 何景彪. 中国海菜花属的系统植物学与物种生物学研究. 武汉:武汉大学出版社
- 陈灵芝(主编). 1993. 中国的生物多样性——现状及其保护对策. 北京:科学出版社, 99—113
- 洪德元. 1990. 植物细胞分类学. 北京:科学出版社
- 施立明. 1990. 遗传多样性及其保护. 生物科学信息, (2):158—164
- 游浚. 1992. 中国茨藻属的分类和进化. 武汉:武汉大学出版社
- 葛颂. 1988. 同工酶与林木群体遗传变异研究. 南京林业大学学报, 12(1): 68—77
- 葛颂. 1994. 酶电泳资料和系统与进化植物学研究综述. 武汉植物学研究, 12(1): 71—84
- Dobzhansky, T. 1953. 谈家桢等译. 1964. 遗传学与物种起源. 北京:科学出版社
- Merrell, D. J. 1981. 黄瑞复等译. 1991. 生态遗传学. 北京:科学出版社
- Stebbins, G. L. 1950. 复旦大学遗传学研究所译. 1963. 植物的变异和进化. 上海:上海科学技术出版社
- Abbott, R. J. and M. F. Gomes. 1989. Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Heredity*, 62:411—418
- Allard, R. W., S. K. Jain and P. L. Workman. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Adv. Genet.*, 14:55—131
- Avise, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman and Hall
- Ayala, F. J. and J. A. Kiger Jr. 1984. *Modern Genetics*, (2nd ed.). Menlo Park: Benjamin—Cummings
- Ayala, F. J. and J. W. Valentine. 1991. *Evolving: The Theory and Progress of Organic Evolution*.

Menlo Park; Benjamin—Cummings

- Balut, S. 1969. Variability of larch cones as an indication of provenance. *Acta. Agrar. Silv.*, 9:3—109
- Billington, H. L., A. M. Mortimer and T. McNelly. 1988. Divergence and genetic structure in adjacent grass populations. I. Quantitative genetics. *Evolution*, 42:1267—1277
- Clausen, J. D., D. D. Keck and W. M. Hiesey. 1948. Experimental studies on the nature of species. II. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Carnegie Institute of Washington, Publ. No.* 1948, 581:1—129
- Crawford, D. J. 1990. *Plant Molecular Systematics: Macromolecular Approaches*. New York: Wiley
- Ecke, W. and G. Michaelis. 1990. Comparison of chloroplast and mitochondrial DNA from five morphologically distinct *Beta vulgaris* cultivars: sugar beet, fodder beet, beet root, foliage beet, and Swiss Charel. *Theor. Appl. Genet.*, 79:440—442
- Erickson, R. O. 1945. The *Clematis fremontii* var. *riehlii* population in the Ozarks. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 32:413—460
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*. (2nd ed.). London: Longman
- Fowler, D. P. and R. W. Morris. 1977. Genetic diversity in red pine; evidence for low genic heterozygosity. *Can. J. For. Res.*, 7:343—347
- Gottlieb, L. D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. *Prog. Phytochem.*, 7:1—46.
- Grant, V. 1991. *The Evolutionary Process: A Critical Study of Evolutionary Theory*. (2nd ed.). New York: Columbia University Press
- Hamrick, J. L. and M. J. W. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species. In Brown, A. H. D., M. T. Clegg, A. L. Kahler and B. S. Weir (eds.). *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sunderland: Sinauer, 43—63
- Hamrick, J. L., Linhart, Y. B. and Mitton, J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plant. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:173—200
- Harris, S. A. and R. Ingram. 1991. Chloroplast DNA and biosystematics: The effects of intraspecific diversity and plastid transmission. *Taxon*, 40: 393—412
- Heywood, V. H. 1976. *Plant Taxonomy*, (2nd ed.). Edward Arnold
- Hong, D. Y. 1982. Cytotype variation and polyploidy in *Scilla autumnalis* L. *Hereditas*, 97:227—237
- Hubby, J. L. and R. C. Lewontin. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54: 577—594
- Huenneke, L. F. 1991. Ecological implications of genetic variation in plant populations. In Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, 31—44
- Huff, D. R., R. Peakall and P. E. Smouse. 1993. RAPD variation within and among natural populations of outbreeding buffalograss (*Buchloe dactyloides* Engelm.). *Theor. Appl. Genet.*, 86:927—934
- Jeffrey, A. T., V. Wilson and S. L. Thein. 1985. Individual—specific 'fingerprints' of human DNA. *Nature*, 316:76—79
- Karron, J. D. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. In Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, 87—98
- Khalil, M. A. K. 1974. Genetics of cone morphology of white spruce. *Can. J. Bot.*, 52:15—21
- Khalil, M. A. K. 1984. Genetics of cone morphology of black spruce in Newfoundland, Canada. *Sil.*

Genet., 33:101—109

Learn, G. H. Jr. and B. A. Schaal. 1987. Population subdivision for ribosomal DNA repeat variants in *Clematis fremontii*. *Evolution*, 41: 433—438

Lester, D. T. 1968. Variation in cone morphology of balsam fir, *Abies balsamea*. *Rhodora*, 70:83—94

Lewin, R. 1989. Limits to DNA fingerprinting. *Science*, 243:1549—1551

Maley, M. L. and W. H. Parker. 1993. Phenotypic variation in cone and needle characters of *Pinus banksiana* in northwestern Ontario. *Can. J. Bot.*, 71:43—51

Millar, C. I. and W. J. Libby. 1991. Strategies for conserving clinal, ecotypic, and disjunct population diversity in widespread species. In Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, 149—170

Mitchell—Olds, T. 1986. Quantitative genetics of survival and growth in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 40:107—117

Moritz, C. and D. M. Hillis. 1990. Molecular systematics: context and controversies. In Hillis, D. M. and C. Moritz (eds.). *Molecular Systematics*. Sunderland: Sinauer, 1—11

Mosseler, A., K. N. Egger and G. A. Hughes. 1992. Low levels of genetic diversity in red pine confirmed by random amplified polymorphic DNA markers. *Can. J. For. Res.*, 22: 1332—1337

Murphy, R. W., J. W. Sites, D. G. Buth and C. H. Haufler. 1990. Proteins I: Isozyme electrophoresis. In: Hillis D. M., Moritz C. (eds.). *Molecular Systematics*. Sunderland: Sinauer, 45—126

Neale, D. B., M. A. Saghai—Maroof, R. W. Allard, Q. Zhang, R. A. Jorgensen. 1988. Chloroplast DNA diversity in populations of wild and cultivated barley. *Genetics*, 120:1105—1110

Palmer, J. D., C. R. Shields, D. B. Cohen and T. J. Orton. 1983. Chloroplast DNA evolution and the origin of amphidiploid *Brassica* species. *Theor. Appl. Genet.* 65:181—189

Parker, W. H. and J. Maze. 1984. Intraspecific variation in *Abies lasiocarpa* from British Columbia and Washington. *Amer. J. Bot.*, 71:1057—1059

Price, S. C., K. N. Schumaker, A. L. Kahler, R. W. Allard and J. E. Hill. 1984. Estimates of population differentiation obtained from enzyme polymorphisms and quantitative characters. *J. Hered.*, 75: 141—142

Primack, R. B. 1980. Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago*. *Rhodora*, 82:87—96

Rogers, S. O., S. Honda and A. J. Bendich. 1986. Variation in the ribosomal RNA genes among individuals of *Vicia faba*. *Pl. Mol. Biol.*, 6:339—345

Schaal, B. A., W. J. Leverich and J. Nieto—Sotelo. 1987. Ribosomal DNA variation in the native plant, *Phlox divaricata*. *Mol. Biol. Evol.*, 4:611—621

Schaal, B. A., W. J. Leverich and S. H. Rogstad. 1991. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology. In Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, 123—134

Soltis, D. E. and P. S. Soltis (eds.). 1989. *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press

Soltis, P. S. and D. E. Soltis. 1991. Genetic variation in endemic and widespread plant species: examples from Saxifragaceae and *Polystichum*. *Aliso*, 13: 215—223

Soltis, D. E., P. S. Soltis and B. G. Milligan. 1992. Intraspecific chloroplast DNA variation: systematic and phylogenetic implications. In Soltis P. S., D. E. Soltis and J. J. Doyle (eds.). *Molecular Systematics of Plants*. New York: Chapman and Hall, 117—150

Stuessy, T. F. 1990. *Plant Taxonomy*. New York: Columbia University Press

- Szmidt, A. E. and X. R. Wang. 1991. DNA markers in forest genetics. In Muller—Starch G. and M. Ziehe (eds.). *Genetic Variation in European Populations of Forest Tree*. Frankfurt: Sauerlander's Verlag, 79—94
- Turesson. G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, 3:211—350.
- Venable, D. L. 1984. Using intra— specific variation to study the ecological significance and evolution of plant life—histories. In Dirzo R. and J. Sarukhan (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland: Sinauer, 166—187
- Wagner, D. G. , G. R. Fournier, M. A. Saghai—Maroof, S. M. Williams, D. P. Dancik and R. W. Allard. 1987. Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 84:2097—2100
- Wendel, J. F. and N. F. Weeden. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In Soltis, D. E. and P. S. Soltis (eds.). *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, 5—45
- Wild, H. and A. Heyting. 1966. An analysis of variation of leaf dimensions in *Becium homblei* Duvign. et Plancke and *Becium obovatum* N.E. Br. *Botaniska Notiser*, 119:349—357
- Williams, J. G. K, A. R. Kubelik, K. J. Livak, J. A. Rafalski and S. V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.* , 18:6531—6535

第十章 生物群落多样性的测度方法

马克平

1 引言

生物群落是在一定地理区域内,生活在同一环境下的不同种群的集合体,其内部存在着极为复杂的相互联系。由于功能整合原理,即系统的加合性或突生性(Emergent properties),使得该集合体或生态单元具有与组成它的种群不同的静态和动态特征。群落多样性就是指生物群落在组成、结构、功能和动态方面表现出的丰富多彩的差异。在一定的景观或区域内,我们首先感知的是景观的异质性,而景观的异质性格局是由生物群落的多样性决定的。

群落多样性是生物多样性的各个层次中研究最早的层次。不论从概念上还是测度方法上都相对比较成熟。其研究内容主要侧重于群落的组成和结构多样性,而对于功能和动态多样性的研究则甚为少见(Whittaker, 1972)。后二者在理论上的重要意义是毋庸置疑的,但实践上难度较大,限制了这方面工作的开展。以往的群落多样性研究除旨在揭示群落客观存在的物种(丰富度和相对多度)和结构多样性特征外,还试图通过结构与功能间相关关系来间接地揭示群落的功能多样性。

生物群落多样性的测度始于本世纪初叶。当时的工作主要集中于群落中物种—面积关系的探讨(Arrhenius, 1921; Gleason, 1922, 1925; Fisher 等, 1934)和种—多度关系的研究(Motomura, 1932)。1943年,Williams在研究Rothamsted(英国)鳞翅目昆虫物种—多度关系时,首次提出了“多样性指数(Index of diversity)”的概念(Fisher 等, 1943)。1949年Simpson提出了多样性的反面即集中性的概率度量方法。1958年,Marglef首次将Shannon和Wiener的信息测度公式引入生态学,用此函数来测度多样性(Pielou, 1985)。1967年McIntosh应用欧氏距离来测度多样性。此后又有大量的多样性测度指数提出,但无论怎样定义多样性,它都是把物种数和均匀度结合起来的一个单一的统计量(Pielou, 1975)。然而多样性指数的这两个组分的结合方式或对其给予的权重不同,就形成了大量的物种多样性指数。甚至有人发出了“物种多样性已是一个无用的概念”这样的感叹(Hurlbert, 1971)。另一方面,一些学者试图提出更具普遍意义的多样性指数表达式以包括已经提出的重要的多样性指数。其中,Hill(1973)的多样性指数系列就是一例。此外,Lolyd(1964)和Pielou(1969)等还提出了均匀度的测度公式,以丰富生物群落多样性的测度方法。自70年代中期以来,Whittaker(1972, 1977)、Pielou(1975)、May(1975)、Washington(1984)和Magurran(1988)等对生物群落多样性测度方法进行了比较全面的综述,对这一领域的发展起到了积极的推动作用。

我国在节肢动物群落多样性(罗志义, 1982; 万方浩等, 1986; 吴亚等, 1986; 尤民生等, 1989, 1992; 胡萃等, 1992; 高宝嘉等, 1992; 李代芹等, 1993), 植物群落多样性(彭少麟等, 1983; 王伯荪等, 1986; 钱宏, 1990; 高宝嘉等, 1992; 郝占庆等, 1993), 鼠类群落的多样性

(钟文勤等, 1981; 周庆强等, 1982; 张洁, 1984; 蒋光藻等, 1989), 鸟类群落的多样性(王宗英, 1986; 张晓爱, 1986; 高玮等, 1988, 1991; 陈化鹏等, 1992)和水域生物群落多样性(黄玉瑶等, 1982; 罗森源等, 1985; 李荣冠等, 1989; 任淑智, 1991; 高玉荣, 1992; 蔡晓明等, 1992; 宗志祥等, 1993)的研究方面已取得了一些成果, 在方法上也有人作过介绍(金翠霞等, 1981; 李典谟, 1987; 赵志模等, 1990), 但比较系统地阐述生物群落多样性测度方法的文献则未见报道。有鉴于此, 我们将从群落内的多样性(α 多样性)和群落间的多样性(β 多样性)两个方面对生物群落多样性的测度方法予以比较系统的评述。

2 α 多样性的测度方法

α 多样性的测度又可分成四类: ①物种丰富度指数(Species richness index); ②物种相对多度模型; ③物种丰富度与相对多度综合形成的指数, 即物种多样性指数或生态多样性指数; ④物种均匀度指数。

2.1 物种丰富度指数

物种丰富度即物种的数目, 是最简单、最古老的物种多样性测度方法。直至目前, 仍有许多生态学家, 特别是植物生态学家使用(Whittaker, 1972; Magurran, 1988; Beaman等, 1990)。如果研究地区或样地面积在时间和空间上是确定的或可控制的, 则物种丰富度会提供很有用的信息。否则, 物种丰富度几乎是没有意义的。因为物种丰富度与样方大小有关, 换言之, 二者不独立, 但二者之间又没有确定的函数关系。

为了解决这个问题, 一般采用两种方式: 第一, 用单位面积的物种数目, 即物种密度(Hurlbert, 1971)来测度物种的丰富程度。这种方法多用于植物多样性研究, 一般用每平方米的物种数目表示(Magurran, 1988); 第二, 用一定数量的个体或生物量中的物种数目, 即数量丰度(Numerical species richness)。这种方法多用于水域物种多样性研究, 如 1000 条鱼中的物种数目(Kempton 等, 1978)。

实践中, 样方大小往往是不同的, 即可能是 1000 个个体, 500 个个体, 也可能是 100 个个体。此时, 物种丰富度的计算就出现了问题。因为样方的大小对物种丰富度有很大的影响。据此, Sanders (1968)在研究海洋底栖生物多样性时提出了稀疏标准化方法(Rarefaction technique)(Sanders, 1968)。该方法又由 Hurlbert(1971)予以改进, 其形式如下:

$$E(S) = \sum \{1 - [(N - N_i)! / n! (N - N_i - n)!] / [N! / n_i (N - n)!]\} \quad \text{式 1}$$

式中: $E(S)$ 为稀疏标准化样方物种数目的预期值;

n 为稀疏标准化的样方大小;

N 为拟稀疏标准化的样方中记录的个体总数;

N_i 为拟稀疏标准化的样方中第 i 物种的个体数目。

这种方法虽然提高了不同大小的样方间物种丰富度的可比性, 但也存在两点不足: ①由于利用期望值进行计算, 损失大量的信息; ②计算复杂, 涉及多次阶乘运算(Magurran, 1988)。因此, 在可能的情况下尽量采用同样大小的样方, 以提高比较的精度。

物种丰富度除用一定大小的样方内物种的数目表示外, 还可以用物种数目与样方大小或个体总数的不同数学关系(d)来测度。 d 是物种数目随样方增大而增大的速率(Whittaker, 1972)。已有多种此等指数提出, 其中比较重要的有:

$d_{Gi} = S / \ln A$	(Gleason, 1922)	式 2
$\sqrt{d_{Ma}} = (S-1) / \ln N$	(Margalef, 1958)	式 3
$\sqrt{d_{Me}} = S / N^{1/2}$	(Menhinick, 1964)	式 4
$d_{Mo} = S / N$	(Monk, 1966)	式 5

式中:

S 为物种数目;

N 为所有物种的个体数之和;

A 为样方面积。

物种丰富度是物种多样性测度中较为简单且生物学意义明显的指数。实践中,关键的环节是样方大小的控制。目前已有很多成功的应用实例(Whittaker, 1972; Magurran, 1988; Connor 等, 1978)。当然,这种方法也存在着很多不足之处,如没有利用物种相对多度的信息,不能全面地反映群落的多样性水平。影响物种丰富度的因素主要有历史因素、潜在定居者的数量(物种库的大小)、距离定居者来源地的远近(物种库距离)、群落面积的大小和群落内物种间的相互作用等(赵志模等, 1990)。

2.2 物种的相对多度模型

物种的绝对多度可以以个体数量、生物量、植物盖度、频度、基面积以及生产力等为测度指标(Whittaker, 1972)。物种的相对多度则是指物种对群落总多度的贡献大小。为了讨论方便,多以物种个体数量作为多度的测度指标。

物种丰富度是指一定大小的样方中的物种数目,不考虑种间个体数量(也可以用生物量、盖度等表示)的差异。换言之,忽略富集种(Common species)和稀疏种(Rare species)对群落多样性贡献的差异。这显然是不合理的,至少对于信息的利用是不充分的。

事实上,大多数生物群落都由许多物种组成,而且这些种在其多度方面可以从非常普遍到极为罕见而有很大的变化(Pielou, 1985)。那么这种变化亦即物种的多度分布是否遵从一定的规律? 如果答案是肯定的,那么这种规律是怎样的? 其普适性如何? 要回答这些问题,最有效的途径就是建立“种—多度”曲线。如果能借此产生一个只有少数参数(如二、三个)的唯一的理论分布形式,符合来自大多数观察群落的数据,那么就可能揭示出参数值与其描述的群落类型之间的有意义的相互关系。某些参数或分布曲线的形状即可作为群落多样性的度量指标(Magurran, 1988; Pielou, 1985; Fisher 等, 1943)。常常由物种相对多度模型反映的群落多样性的变化是单一的物种多样性指数无法揭示的(May, 1976)。

物种相对多度分布模型也是某些物种多样性指数应用的基础。在对群落中物种多度分布格局不了解的情况下,某些多样性指数是不能盲目应用的,否则会导致错误的结论。例如, Fisher 等(1943)的多样性指数就要求物种多度服从对数级数分布。当物种多度服从对数正态分布时, Tett(1973)建议用估计的总体中的种数 n^* 和标准差 $1/\delta$ 作为多样性指数的两个分量。Edden(1971)则建议用 n_0/δ 和 $\log_2 n^* - 0.3466\delta^2$ 作为多样性的测度指标,其中 n_0 是通过抽样得到的分布众数处的种数(李典谟, 1987)。

生态学家通常用两种不同的方法研究物种多度分布,即物种重要性顺序—多度表(Ranked—abundance list)和物种多度分布表(Species—abundance distribution)。采用哪种方法则依样方中物种数目多少而定。只有少数几个种时,则按照个体数从多到少的顺序

列出所有的物种,即形成重要性顺序—多度表。反之,样方中含有大量物种,且个体数多的富集种很少,个体数少的稀疏种很多时(自然界的生物群落多属此类),最常用的方法是列出由 r 个个体组成的物种的数目 f_r ($r=1,2,\dots$)。显然, f_r 是频率的频率。这样做的结果即可形成物种—多度分布表(Pielou, 1975)。

通过大量的研究发现,物种多度的分布可以由若干理论分布拟合。在众多的理论分布中(Pielou, 1975; 么枕生等, 1990; Wilson, 1991)有 4 个理论分布模型效果较好,为大多数学者采用(Pielou, 1975; May, 1975; McNaughton, 1979; Magurran, 1988; Wilson, 1991)。这 4 个模型是:对数正态分布、几何级数分布、对数级数分布和分割线段模型(Broken stick model)。

2.2.1 几何级数分布(Geometric series distribution)

Motomura (元村勋)于 1932 年发表了他关于海底动物物种多度分布的调查材料,并对这些材料进行了统计处理。首次用几何级数(亦称等比级数)分布对其拟合,收到了极好的效果(May, 1975)。

Whittaker 在研究植物群落演替的过程中,提出了生态位优先占领假说(Niche pre-emption hypothesis)。他认为,群落中物种对资源的占有作如下分配:第一位优势种优先占领有限资源的一定部分;第二位的优势种又占领余下资源的一定部分。依此类推,直到剩下的资源不能再维持一个物种生存为止。同时假设每个物种的个体数量与它所占领资源的多少成比例,则经常是第一位优势种的个体数量(或生物量、盖度及重要值等)是第二位优势种的若干倍,而第二位物种的个体数量又是第三位物种的同样倍数,……。这样就形成了一个几何级数(Whittaker, 1965, 1972; 。第 r 个物种的多度可由下式求得:

$$A_r = E[p(1-p)^{r-1}] \quad \text{式 6}$$

式中: E 为总资源量;

p 为最重要物种占有资源的比例。也就是说,如果第一个物种利用总资源量的 $1/3$,那么第二个物种所利用的资源量将是 $1/3(1-1/3)=2/9$,第三个物种利用的资源量将是 $1/3(1-1/3-2/9)=4/27$,其余类推(McNaughton, 1979)。

野外资料分析表明,物种多度的几何级数分布多出现在物种贫乏的环境或群落演替的早期阶段,随着演替的进展或环境条件的改善,物种多度分布则可能转变为对数级数分布(Magurran, 1988)。

2.2.2 对数级数分布(Log series distribution)

Fisher 等(1943)在研究鳞翅目昆虫的物种多度分布时应用了对数级数分布。在该文中,Williams 首次提出了多样性指数的概念。Fisher 等的工作引起了人们对对数级数分布的重视,使其在动物物种分布特别是在昆虫学研究中得到了广泛的应用。而且,对于这一理论分布的性质的研究更加深入。许多学者都明确地提出它与几何级数分布的区别(Magurran, 1988; Southwood, 1978)。但正如 May(1975)指出的那样,此二者紧密相关。Thomas 等(1986)发现对数级数和几何级数分布都能很好地拟合黑麦草(*Lolium perenne*)上丝状真菌(Filamentous fungi)的物种多度格局(Sugihara, 1980)。

在一个或少数几个环境因子占主导地位的群落中,物种多度分布往往服从对数级数分布,形成富集种很少,稀疏种很多的格局。Magurran(1981)发现,光为主导因子的一块爱尔兰

兰人工针叶林中的林下植被的物种多度分布服从对数级数分布(Magurran,1988)。

对数级数的形式为:

$$\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, \alpha x^n/n \quad \text{式 7}$$

式中: αx 为预期只有 1 个个体的物种数目;

$\alpha x^2/2$ 为预期具有 2 个个体的物种数目;

$\alpha x^n/n$ 为预期具有 n 个个体的物种数目。

很显然,物种总数(S)是上述各项之和。可由下式求得:

$$S = \alpha[-\ln(1-x)] \quad \text{式 8}$$

且

$$N = \alpha x/(1-x) \quad \text{式 9}$$

合并式 8 和式 9 得到物种总数与个体总数(N)之间关系:

$$S = \alpha \ln(1 + \frac{N}{\alpha}) \quad \text{式 10}$$

式中的 α 为 Fisher 等(1943)首倡的多样性指数。它与群落中物种数目(式 8)和个体总数(式 9)成正比,而且不受样方大小的影响。大量的研究表明 (Magurran,1988), α 是一个很好的多样性指数,即使对数级数模型不是最好的理论分布的时候,也是如此。

2.2.3 对数正态分布(Log normal distribution)

生态学家们研究发现,大多数群落中物种多度分布都服从对数正态分布 (Sugihara, 1980)。对数正态分布本身是随机过程的产物,当每一个物种在取样中的个体数量是随机决定而不依赖于其它物种时,其物种多度常表现为对数正态分布(尚玉昌,1992)。

Preston (1948)在研究美国纽约的 Quaker Run 山谷鸟类群落相对多度分布时发现:很稀疏的种类似乎并不多于富集的种类,最多的物种属于那些个体数量中等状态的物种。这一点与 Fisher 等(1943)用对数级数分布描述的情况不同。为此,它提出了用对数正态分布模型来拟合所得数据,以克服对数级数的缺点,并取得了良好的效果,同时也启发后人对此进行更广泛的研究 (Pielou,1975; Magurran,1988; Wilson, 1991)。

对数正态分布的形式为:

$$S(R) = S_0 \exp[-a^2(R - R_0)^2] \quad \text{式 11}$$

式中: $S(R)$ 为第 R 个倍程(Octave)的物种数;

S_0 为对数正态分布的众数倍程的物种数;

R 为倍程序号;

R_0 为众数的倍程数;

a 为常数,它是分布宽度的倒数。

Preston (1948)按照倍程分组的办法绘制了图 1(Preston,1948)。倍程分组即每一组的中点是前一组中点的两倍,即 R_i 的个体数是 R_{i-1} 倍程中个体数的 2 倍。他取 1,2,4,8,……作为组的边界,因此组的中点是 3/2,3,6,12……。落在组边界上的物种,则一半个体属于左侧倍程,另一半个体属于右侧倍程。按此方式对观察的数据(当时他引用的 Birks (1937)的数据)分组并绘图(相当于用以 2 为底的对数在半对数坐标纸上画图),得到图 1。这个直方图看起来好象很符合一个左边截断的对称正态曲线。

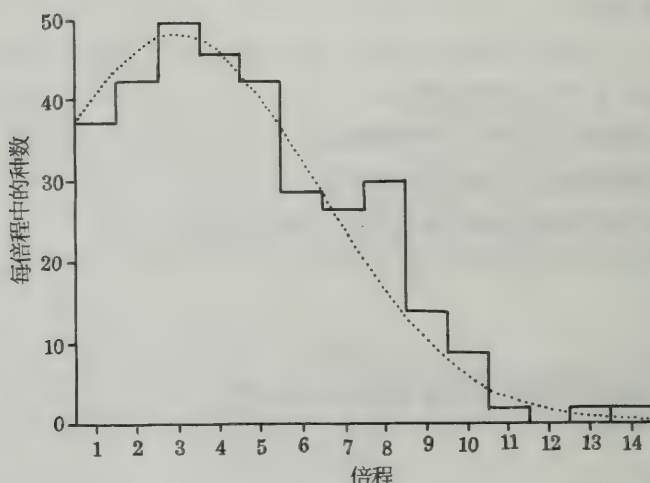


图 1 在灯光诱虫器捕获的蛾子集中种的 multitude。数据转引于 Preston(1948)文章中 Birks(1937)的资料。Preston 拟合的曲线是 $n(R) = 48\exp[-0.207(R-R_0)^2]$, 其中 $n(R)$ 是第 R 个倍程中的种数, $R_0=3$ 是众数倍程的数目

曲线左边的截断[Preston 称为隐线(Veil line)]是不可避免的。因为,这些种很稀疏,以致于在现在大小的样本中期望个体数小于 1,不能在样本中发现它。因此,这些没有出现的种的相对多度就无法观察到。如果样本大小增加一倍,则每个种的期望个体数也增加一倍。于是整个曲线就可能向右移动一个倍程。换言之,隐点(或切断点)将向左移动一个倍程,以前未发现的一些种就可能出现在集合中。因此,如果某一群落的种多度曲线服从对数正态分布,则就有可能估计总体中(整个群落)包括未收集到的种在内的总的物种数。即,如果拟合数据的截断对数正态曲线以下的面积等于 S (样本的物种数),则完整的未截断曲线以下的面积就给出了总体物种数的估计值(Pielou, 1969)。

May(1975)给出了估计总体物种数(S^*)的公式:

$$S^* = S_0(\pi/a)^{1/2} \quad \text{式 12}$$

式中: π 为圆周率等于 3.14159, 其它各项与式 11 相同。大多数情况下 a 约等于 0.2(Krebs, 1978)。

Preston (1962)指出,对数正态分布中的 3 个基本参数即 S_0 , a 和曲线在 x 轴上的位置(与物种的相对多度有关)是相关的。如果某群落的物种—多度分布服从对数正态,则可根据这种相关关系给出总体的分布模型。这意味着,物种多样性可以通过计数群落中的物种数目予以测度(Krebs, 1978)。同时,也说明了物种丰富度在物种多样性测度中的重要意义。

尽管对数正态分布在实际应用中还存在不同的意见,甚至有人对其作用予以否定,认为从来就没有发现真正符合对数正态分布的原始的生态学数据(Lambshead, 1985)。但大多数生态学家对于对数正态分布的应用价值和前景都持肯定态度(Magurran, 1988)。

2.2.4 分割线段模型

物种多度的对数正态分布显然在自然界中比较普遍,但是在某些范围较窄的比较均匀的群落中,特别是在亲缘关系较为密切的动物小样本中(例如森林中一定地段作巢的鸟),物

种的相对多度往往取决于物种间的竞争、捕食和互惠共生关系。在这种情况下,物种的相对多度常常表现为分割线段模型。

分割线段模型有时称为随机生态位边界假说 (Random niche boundary hypothesis) 是 MacArthur (1957) 在研究鸟类物种多度分布时提出的。他认为群落中生活在一起的物种必然分享生境资源,而且其中至少有一种资源是有限制的。假定全部物种的个体数加在一起是个常数,那么某个物种个体数多了,其它物种的个体数就会相应地减少,亦即生态位不能重叠。可以设想资源为一棒状物(或一条线段),各个物种生态位的边界随机地标记在这根棒状物上。从而该棒状物被分割成若干段,每一段代表一个物种的生态位大小。其表达式为:

$$N_j = N/S \sum [1/(S + 1 - j)] \quad \text{式 13}$$

式中: N_j 为第 j 个物种(按优势程度从小到大顺序排列)的个体数;

N 为各物种的个体数之和;

S 为调查到的物种总数。

许多生态学家用分割线段模型去拟合自然群落的物种相对多度分布,结果大多不甚满意。一般说来,该模型倾向于低估富集种多度,而过高估计稀疏种的多度 (McNaughton, 1979)。该模型只有在物种多度近于相等的群落中拟合效果较好 (May, 1975)。就连 MacArthur (1966) 本人都对该模型的生态学真实性信心不足。当然,分割线段模型也有应用的较为成功的实例 (Magurran, 1988)。

自然界的生物群落是十分复杂多样的,其各个方面的特征都不可能用少数的几种模式予以描述或刻画。不同的模式只适用于某些特定的群落类型,因此很难断定哪些模式是好的,正确的,哪些是不好的,错误的。上述四个物种—相对多度分布模型也是各有特点,分别适用于不同的群落类型(有时也有几个模型都能较好地拟合某一群落的情况)。一般说来,分割线段模型适用于比较均质的群落。在这些群落中,因个体数量上的优势没有得到足够的发展,使得各物种的数量虽有差别,但并不显著。反映在物种相对重要性方面的差异也不大。如一个森林局部地段中筑巢的鸟类群落以及具有较为稳定的种群和较长生活周期的高等陆生动物群落。几何级数和对数级数分布多适用于环境条件较为严酷、物种少而生境又不相互重叠的群落。通常该群落的少数优势种得到大力发展,个体数量很多,而且每一个物种的个体数量都比下一级物种的数量更为丰富。往往该类群落中稀疏种的数目远远大于富集种的数目。对数正态分布较为普遍,多适用于生境条件较好、物种丰富的群落。在这样的群落中,十分富集的物种和十分稀疏的物种都较少,而重要性处于中间状态的物种都很多 (Pielou, 1975; Krebs, 1978; Magurran, 1988; 尚玉昌等, 1992)。

各种理论分布模型拟合效果的评价和比较是一个难度较大的问题。Pielou (1975) 和 Wilson (1991) 都对此进行了深入的讨论 (Pielou, 1975; Wilson, 1991)。但一般情况下,通过 X^2 检验(好适度检验)和物种重要性顺序—相对多度曲线的比较相结合的方法是可以对拟合效果进行评价的 (Magurran, 1988)。当然这种比较要严格遵照有关程序进行 (Pielou, 1975; 北京林学院等, 1980)。Wilson (1991) 还提出了运用 MLD(平均对数偏差)、Duncan 的新多范围检验 (New multiple range test)、方差分析和 Hotelling T^2 检验评价模型拟合效果的方法 (Wilson, 1991)。当然,在具体的评价过程中,还有许多细节问题需要克服。但有一条

是肯定的,即不同模型的拟合效果在以规范方法获得足够重复取样的前提下是可以进行评价和比较的。

2.3 物种多样性指数

物种多度分布模型对群落的多样性数据进行了很好的描述。当观察到的数据较好地服从某一理论分布时,则拟合分布的参数可以作为一个多样性指标来描述群落的多样化程度。例如,当群落的物种多度服从对数级数时,它有 2 个参数 α 和 x 。其中 x 是样本大小的函数,而另一个参数 α 不受样本大小的影响,反映了群落的固有特性。因此 Williams 将其定义为多样性指标 (Fisher 等, 1943)。然而,通过理论分布的参数去测度群落物种多样性的方法有很大的局限性 (Hurlbert, 1971)。首先,某些理论分布的参数与样本大小有关,不适于作为多样性指数;第二,很多观察数据不能较好地被任何一种理论分布拟合 (Magurran, 1988);第三,某些群落在进行多样性测度时尚不清楚其物种多度分布格局。因此,人们希望找到与物种多度分布格局独立的多样性测度方法 (Pielou, 1985)。于是就产生了众多的物种多样性指数,下面仅对应用较为广泛的几类予以介绍。

2.3.1 多样性的概率度量

2.3.1.1 Simpson 指数

Simpson 指数又称为优势度指数,是对多样性的反面即集中性 (Concentration) 的度量 (Simpson, 1949)。他假设从包含 N 个个体的 S 个种的集合中 (其中属于第 i 种的有 N_i 个个体, $i=1, 2, \dots, S$; 并且 $\sum N_i = N$) 随机抽取 2 个个体并且不再放回。如果这两个个体属于同一物种的概率大,则说明其集中性高,即多样性程度低。其概率可表示为:

$$\lambda = \sum [N_i(N_i - 1)/N(N - 1)] \quad \text{式 14}$$

式中: N_i/N 为第 i 物种第一次被抽中的概率;

$(N_i - 1)/(N - 1)$ 为第 i 物种第二次被抽中的概率。

显然, λ 是集中性的测度,而非多样性的测度。为了克服由此带来的不便,Greenberg (1956) 建议用

$$D = 1 - \sum [N_i(N_i - 1)/N(N - 1)] \quad \text{式 15}$$

作为多样性测度指标 (Magurran, 1988)。

当把集合当作一个完全总体时,由式 1 得出的 λ 是集合多样性的无偏估计量,没有抽样误差。而当两个个体从无限大的群落随机抽取时,式 14 则变成:

$$\lambda = \sum (N_i/N)^2 = \sum p_i^2 \quad (P_i = N_i/N) \quad \text{式 16}$$

相应地

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad \text{式 17}$$

显然 λ 和 D 是有偏的估计量。式 17 早在 1912 年就由 Gini 提出 (Kvalseth, 1991), 因此应称其为 Gini 指数。

2.3.1.2 种间相遇机率 (PIE)

Hurlbert (1971) 评述了各种多样性指数及其特点, 认为大量的有关物种多样性的文献存在很多语义上的、概念上的和技术上的问题。这些问题已使物种多样性变成了无意义的概

念,应该摒弃(Hurlbert,1971)。同时,他提出了种间相遇机率(Probability of Interspecific Encounter, PIE)的概念及其表达式:

$$PIE = \sum [(N_i/N)(N - N_i)/(N - 1)] \tag{式 18}$$

$$(i=1,2,\dots,S)$$

该指数表示不同物种的个体在随机活动情况下相遇的概率。可以证明 $PIE=D$ (赵志模等,1990)。

$$\begin{aligned} \text{因为 } PIE &= \sum [N_i(N - N_i)/N(N - 1)] \\ &= (N \sum N_i - \sum N_i^2)/N(N - 1) \\ &= (N^2 - \sum N_i^2)/N(N - 1) \\ &= [N(N - 1) - (\sum N_i^2 - N)]/N(N - 1) \\ &= 1 - (\sum N_i^2 - \sum N_i)/N(N - 1) \\ &= 1 - \sum N_i(N_i - 1)/N(N - 1) \end{aligned}$$

所以 $PIE=D$

2.3.1.3 多样性奇测法(Odds measure of diversity)

Kvalseth(1991)应用统计奇数(Statistical odds)概念,在 Simpson 指数的基础上提出了多样性奇数法。其通式为:

$$N_\alpha = (\sum P_i^\alpha)^{1/(1-\alpha)} - 1 \tag{式 19}$$

当 α 取值 2, $+\infty$ 和 $-\infty$ 时,得:

$$N_2 = (\sum P_i^2)^{-1} - 1 \tag{式 20}$$

$$N_\infty = P_{\max}^{-1} - 1 \tag{式 21}$$

$$N_{-\infty} = P_{\min}^{-1} - 1 \tag{式 22}$$

式 20 到式 22 的意义如下:

Simpson 指数的变型 $(\sum P_i^2)^{-1}$ 已被许多生态学家采用 (Magurran,1988; Ludwig 等,1988), 但该表达式没有统计意义,很难解释其生态学含义。当把该式减 1 后得式 20,其统计学意义就很明显了(Kvalseth,1991)。根据统计奇数的定义,一个概率为 P 的随机事件,其统计奇数(O)为 $O=P/(1-P)$ 。如果一个随机事件的概率为 $1-P$,则其统计奇数为:

$$\begin{aligned} O' &= (1 - P)/[1 - (1 - P)] \\ &= (1 - P)/P \\ &= P^{-1} - 1 \end{aligned} \tag{式 23}$$

比较式 23 和式 17,得

$$OD = (\sum P_i^2)^{-1} - 1$$

即式 20。OD 即自样本中随机抽取的 2 个个体属于不同物种的统计奇数,称为多样性的奇数测度(Kvalseth,1991)。

式 21 式 22 以及式 19 的意义及有关的讨论请见 Berger—Parker(1970)、May (1975) 和 Kvalseth (1991)文章的有关部分,此不赘述。

2.3.2 多样性的信息度量

2.3.2.1 Shannon—Wiener 指数

假设可以把一个个体无限的总体分成 S 类,即 A_1, A_2, \dots, A_s , 每个个体属于且仅属于其中一类。随机抽取一个个体属于 $A_i (i=1, 2, \dots, S)$ 类的概率为 P_i , 因此有 $\sum P_i = 1$ 。我们希望找出 P_i 的一个函数,比如 $H'(P_1, P_2, \dots, P_s)$ 作为总体(例如群落)多样性的一个度量,并且它满足下述条件 (Pielou, 1985): .

第一、对于给定的 S, 当 $P_i = 1/S$ 时,有最大值,用 $L(S)$ 代表,于是

$$L(S) = H'(1/S, 1/S, \dots, 1/S) \quad \text{式 24}$$

第二、如果假定还有不含个体的 $S+1$ 类、 $S+2$ 类,……,这 will 不影响总体的多样性指数的大小,即

$$H'(P_1, P_2, \dots, P_s, 0, \dots, 0) = H'(P_1, P_2, \dots, P_s) \quad \text{式 25}$$

第三、假设总体经受另一个分类过程(B), 当其分类是独立的情况下,则

$$H'(AB) = H'(A) + H'(B) \quad \text{式 26}$$

当 B 分类在 A 分类内部进行时,则有

$$H'(AB) = H'(A) + H'_A(B) \quad \text{式 27}$$

可以证明,满足上述 3 条性质的唯一函数是(Pielou, 1985):

$$H'(P_1, P_2, \dots, P_s) = -C \sum P_i \log P_i \quad \text{式 28}$$

式中: P_i 是一个个体属于第 i 类的概率, C 是常数,一般置 $C=1$ 。式 28 假定个体是取自一个无限大的总体,若对有限的总体样本而言, P_i 的真值未知,要用 N_i/N 作为有偏估计值。于是式 28 应为(Magurran, 1988):

$$H' = - \sum P_i \log P_i - \frac{S-1}{N} + \frac{1 - \sum P_i^{-1}}{12N^2} + \frac{(P_i^{-1} - P_i^{-2})}{12N^3} \quad \text{式 16}$$

事实上式 29 中等式右端除第一项外,其它各项是非常小的。实际工作中可忽略不计(Peet, 1974),可以近似地表示为:

$$H' = - \sum P_i \log P_i \quad \text{式 30}$$

此式即由 Shannon 和 Wiener 分别提出来的信息不确定性测度公式[并非 Shannon 和 Weaver 提出来的 (Krebs, 1978)]。生态学家们一般称式 30 为 Shannon 或 Shannon—Wiener 多样性指数。如果从群落中随机地抽取一个个体,它将属于哪个种是不定的,而且物种数目越多,其不定性也越大。因此,有理由将多样性等同于不定性,并且两者用同一度量 (Pielou, 1985)。

式 28 满足的 3 个条件在生态学上的意义可以理解为:第一条保证了对种数一定的总体,各种间数量分布均匀时,多样性最高;第二条表明,两个物种个体数量分布均匀的总体,物种数目越多,多样性越高;第三条表明多样性可以分离成几个不同的组成部分,即多样性具有可加性,从而为生物群落等级特征引起的多样性的测度提供了可能。

式 30 中的 \log 可以选用 2、e 和 10 为底。由此导致 H' 单位的变化,分别为 bit, nat 和 decit (Pielou, 1975)。目前,生态学上所用的单位及其名称都未标准化。但存在着用 nat 的趋向 (Magurran, 1988)。

Shannon—Wiener 多样性指数值一般在 1.5 至 3.5 之间,很少超过 4.5 (Magurran, 1988)。

H' 的方差可以由下式计算:

$$\text{Var}H' = [\sum P_i (\ln p_i)^2 - (\sum P_i \ln p_i)^2] / N + (S - 1) / 2N^2 \quad \text{式 31}$$

据此, Hutcheson (1970) 提出了用 t 值比较样本(方)间差异的方法。

$$t = (H'_1 - H'_2) / (\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^{1/2} \quad \text{式 32}$$

自由度由下式求得:

$$df = (\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2) 2 / [(\text{Var}H'_1)^2 / N_1 + (\text{Var}H'_2)^2 / N_2] \quad \text{式 33}$$

式中: $\text{Var}H'_1$ 、 $\text{Var}H'_2$ 分别为第 1 和第 2 个样方多样性指数(H'_i)的方差; N_1 和 N_2 分别为样方 1 和样方 2 的个体总数 (Magurran, 1988)。

2.3.2.2 Brillouin 指数(HB)

Shannon—Wiener 指数的基本假设是个体随机地取自一个无限的总体。当不能保证随机抽样如灯光诱捕 (Southwood, 1978) 或总体是有限的, 如一个可普查的群落情况下, 则应按下式计算总体的多样性 (Pielou, 1975):

$$H = (1/N) \log [N! / (N_1! N_2! \cdots N_i!)] \quad \text{式 34}$$

此式即 Brillouin 多样性指数。式中: N 是群落中的个体总数; N_i ($i=1, 2, \cdots, S$) 为第 i 物种的个体数。Margalef (1958) 最先用此函数来测度生态多样性 (Pielou, 1985)。

注意 H' 为 Shannon—Wiener 指数, H 为 Brillouin 指数。Brillouin 指数(式 34)同样满足式 15 的三个条件, 二者的关系可作如下理解 (Pielou, 1975; Magurran, 1988):

第一, 随 $\text{Min}(N_i) \rightarrow \infty$, 有 $H \rightarrow H'$, 即

$$\lim_{\text{min}(N_i) \rightarrow \infty} H = H' \quad \text{式 35}$$

第二, 对普查群落与抽样群落用不同的多样性公式, 强调了它们之间不容忽视的差别。 H 是确定的, 不是估计的, 理论上不存在误差; H' 总是通过样本对总体的估计, 总带有抽样误差。而且, H' 的一个特定数值估计总要伴随其抽样方差(或标准差)的一个估计。

第三, H 和 H' 一般是相关的, 具相近的数值。但同时用 H 和 H' 测度一组特定数据的多样性时, H' 往往大于 H 。这是因为 Brillouin 公式(H)不考虑不确定性, 是对可普查的有限总体而言。而 Shannon—Wiener 公式(H')则与此相反, 既要估计总体抽样的部分, 也要估计总体未抽样部分的多样性。

第四, 在物种数目及其相对多度保持不变的情况下, H' 的值不变, 而 H 并非如此。换言之, Brillouin 指数依赖于取样大小。这也是大多数生态学家倾向于用 Shannon—Wiener 指数, 而很少用 Brillouin 指数的主要原因。

2.3.2.3 等级多样性(Hierarchical diversity)

生命系统是一个复杂的等级系统。在群落水平上这种等级属性表现的尤为明显, 因为群落是由处于不同分类等级上的相互作用的生物体构成的集合。在考察或比较群落的多样性时, 生物的等级属性是应该考虑的。

假设我们比较两个群落, 并且两者物种数目和各物种相对多度相同, 则不管用哪一种多样性指数测度, 都不能比较出两个群落的差别。但是, 如果一个群落中所有种都属于同一个属, 而另一个群落中每个种都属于不同的属, 很显然, 后者的多样性程度要高于前者。若从遗传多样性角度考虑更是如此。

Pielou(1967)提出用信息多样性指数测度等级多样性的方法(Lloyd, 1968)。显然式 28 满足的三个条件中的第三条为等级多样性的测度提供了可能。

考虑一个全面普查的群落, 其个体成员已分类成属和种。令个体分类成属为 G 分类, 并假设共有 g 个属, 第 i 属中个体数为 $N_i (i=1, 2, \dots, g; \sum N_i = N)$ 。个体按种的分类称为 S 分类, 并假定在第 i 属中有 s_i 个种, 在第 i 属的第 j 种中有 N_{ij} 个个体 ($j=1, 2, \dots, s_i; \sum N_{ij} = N_i$)。令

$H(G)$ 为群落的属多样性;

$H(GS)$ 为群落的种多样性, 即总体多样性;

$H_i(S)$ 为第 i 属内的种多样性; 并且

$$H_g(S) = \sum (N_i/N) H_i(S) \quad \text{式 36}$$

表示在所有 g 个属中, 种多样性的加权平均。显然, 由式 26 知

$$H(GS) = H(G) + H_g(S) \quad \text{式 37}$$

同样, 对于测量大群落多样性的 Shannon—Wiener 指数 H' 来说, 有

$$H'(GS) = H'(G) + H'_g(S) \quad \text{式 38}$$

其证明过程在 Pielou(1975)著作中有详细介绍。对于科、属和种三个等级的多样性, 有

$$H'(SGF) = H'(F) + H'_F(G) + H'_{GF}(S) \quad \text{式 39}$$

Lloyd 等(1968)在分析加里曼丹热带雨林中两栖爬行类群落多样性时应用了式 39, 得到了较好的结果。

然而, 对于等级多样性的信息度量也有人持不同意见。理由是日前物种水平多样性的信息度量还没有取得满意的结果, 很难想象将其推广到属和科以及种群水平多样性的度量会得到富于启发性的结果。因此, 建议直接计数群落中物种隶属的属数和科数(Magurran,

1988)。也有人建议摒弃分类学概念,而记录生长型(Growth form)多样性(Harper,1977)。

2.3.3 多样性的几何度量

McIntosh(1967)认为任何群落的一个样方都可以视为S维空间的一点,其点的位置可由下式确定:

$$U = (\sum N_i^2)^{1/2} \quad \text{式 40}$$

此式之值可作为某样方至没有任何个体的裸地的距离,即该点到S维空间坐标原点的距离。U依赖于样方中的个体总数及其在种间的分布。当N一定时($N = \sum N_i$),种数越多,U将越小。因此U是群落一致性的量度。当群落只含一个种时,达到最大值,即

$$U_{\max} = N \quad \text{式 41}$$

当每个个体都属于不同种时,达到最小,即

$$U_{\min} = N^{1/2} \quad \text{式 41}$$

因为多样性是一致性之补,所以McIntosh将 $N-U$ 作为多样性的绝对度量(Pielou, 1969),很显然,最大绝对多样性为 $N-N^{1/2}$;最小绝对多样性为 $N-N=0$ 。当S和N一定时,群落的最大多样性为 $N-N/S^{1/2}$;群落的最小多样性为 $N-[(N-S+1)^2+S-1]^{1/2}$ 。为了比较方便,一般以观察的多样性占最大绝对多样性的比例作为McIntosh多样性指数(D),其独立于N,且 $0 \leq D \leq 1$ 。

$$D = (N - U)/(N - N^{1/2}) \quad \text{式 43}$$

当S和N一定时,群落的最大和最小多样性指数分别为

$$D_{\max} = (N - U)/(N - N/S^{1/2}) \quad \text{式 44}$$

$$D_{\min} = (N - U)/\{N - [(N - S + 1)^2 + (S - 1)]^{1/2}\} \quad \text{式 45}$$

实际工作中,式43比较常用;式44和式45由于自然界中几乎不存在这种极端情况而很少使用,只具有一定的理论意义。

2.4 均匀度指数

无论怎样定义多样性指数,它都是把物种丰富度与均匀度结合起来的一个单一的统计量。多样性信息度量,概率度量还是几何度量都是以不同的方式表达物种丰富度与均匀度的结合。因此,均匀度(Evenness)是群落多样性研究中十分重要的概念。

均匀度可以定义为群落中不同物种的多度(生物量、盖度或其它指标)分布的均匀程度。自Lolyd等(1964)和Pielou(1969)提出均匀度的测度方法以来,已有若干种均匀度指数问世,现择重要者介绍如下。

2.4.1 Pielou的均匀度指数

Pielou(1969)把均匀度(J)定义为群落的实测多样性(H')与最大多样性(H'_{\max} ,即在给定物种数S下的完全均匀群落的多样性)之比率。以Shannon-Wiener指数为例,Pielou的均匀度指数(J_{sw})为:

$$J = H'/H'_{\max} \quad \text{式 46}$$

$$J_{sw} = (- \sum P_i \log P_i) / \log S \quad \text{式 47}$$

$$\begin{aligned} \text{因为 } H'_{\max} &= - \sum (1/S) \log (1/S) \\ &= -1 \times (\log 1 - \log S) \\ &= \log S \end{aligned}$$

相应地,用 Gini 指数计算的均匀度指数为:

$$\begin{aligned} J_{gi} &= (1 - \sum P_i^2) / [1 - \sum (1/S)] \\ &= (1 - \sum P_i^2) / (1 - 1/S) \end{aligned} \quad \text{式 48}$$

以 McIntosh 指数计算的均匀度指数即式 43。

2.4.2 Sheldon 均匀度指数

$$E_s = \exp(- \sum P_i \log P_i) / S \quad \text{式 49}$$

Sheldon 1969 年提出此式。

2.4.3 Heip 均匀度指数

Heip(1974)将式 36 的分子和分母分别减去 1 得下式:

$$E_h = [\exp(- \sum P_i \ln P_i) - 1] / (S - 1) \quad \text{式 50}$$

此即 Heip 均匀度指数。

2.4.4 Alatalo 均匀度指数(F_{21})

上述 3 个均匀度指数的分母中都包含物种丰富度指数(S)。由于 S 直接受到样本大小的影响,因此上述 3 个指数同样受到样本大小的强烈影响。鉴此,Alatalo(1981)提出了对样本大小不敏感的均匀度指数:

$$E_a = [(\sum P_i^2)^{-1} - 1] / [\exp(- \sum P_i \log P_i) - 1] \quad \text{式 51}$$

该指数是在 Hill (1973)的均匀度指数($E_{2,1}$),即 $E_{2,1} = (1/\lambda) / \exp(H')$ 基础上,对分子和分母分别减去 1 得到的,又称其为 F_{21} 。Kvalseth (1991)在比较了若干种均匀度指数后,认为式 38 是一个比较好的均匀度指数。除克服了受样方大小影响的弊端外,还克服了 $E_{2,1}$ 指数存在的模棱两可的不足(Peet, 1974)。

2.4.5 Molinari 均匀度指数(G_{21})

Molinari (1989)用一组均匀度递增的样本检验了包括 Alatalo 均匀度指数在内的若干种均匀度指数,Alatalo 均匀度指数和 Pielou 的 J 指数都存在下列两点不足:①对均匀度低的样本估计过高;②其变化是非线性的(均匀度低时增加很快,尔后变化缓慢)。为了克服这两点不足,Molinari 提出了标准化的均匀度指数($G_{2,1}$),其表达式为:

$$\begin{aligned} G_{2,1} &= (\arcsin F_{2,1} / 90) F_{2,1} && \text{当 } F_{2,1} > 1/2 \text{ 时;} \\ G_{2,1} &= F_{2,1}^3 && \text{当 } F_{2,1} \leq 1/2 \text{ 时;} \end{aligned}$$

2.4.6 Hurlbert 均匀度指数

Hurlbert(1971) 不仅考虑到多样性的最大值(完全均匀群落的多样性),而且也考虑了多样性的最小值[群落中一个种有(N-S+1)个个体,其余的(S-1)个种都仅有一个个体时的多样性]。其公式为:

$$E_{hu} = (\Delta - \Delta_{\min}) / (\Delta_{\max} - \Delta_{\min}) \quad \text{式 52}$$

式中: Δ 为实测多样性

Δ_{\max} 和 Δ_{\min} 分别为最大和最小多样性值。

此外,Hill (1973)和 Kvalseth(1991)都试图构建均匀度指数通式,而且都取得了一定的进展。Bulla (1994)在汲取上述均匀度指数优点的基础上,提出了生态意义比较明确的均匀度指数,其均匀度用群落物种预期的理论分布与实际分布的重叠程度来测度,为我们提出了一个均匀度测定的新思路,值得借鉴。

2.5 多样性指数间的关系

经过比较分析后,Hill(1973)发现各种多样性指数的主要区别在于对富集种和稀疏种所赋予的权重的大小的不同。即有些指数倾向于强调富集种,有些指数强调稀疏种。据此,他用一个更具普遍意义的通式表达几个重要的多样性指数间的关系。他把多样性指数定义为平均相对多度的倒数(The reciprocal mean proportional abundance)。

设 P_1, P_2, \dots, P_n 为样方中 n 个物种的相对多度。如果以生物量测度,则 P_i 即第 i 种的生物量与样方中总生物量的比值。很明显:

$$P_1 + P_2 + \dots + P_n = 1$$

对于一个无限总体而言,Simpson 指数为:

$$q = P_1^2 + P_2^2 + \dots + P_n^2 \quad \text{式 53}$$

可将此式改写成

$$\begin{aligned} q &= (P_1 P_1 + P_2 P_2 + \dots + P_n P_n) / (P_1 + P_2 + \dots + P_n) \\ &= (W_1 P_1 + W_2 P_2 + \dots + W_n P_n) / (W_1 + W_2 + \dots + W_n) \end{aligned} \quad \text{式 54}$$

式中 $W_i = P_i (i=1, 2, \dots, n)$ 从式 54 可见 q 系相对多度的加权平均值。当1个种占绝对优势或近于单优群落时,

$$q \approx 1$$

当群落中所有种的相对多度都相等时,

$$q = 1/n$$

其它的情况 q 值都介于1和 $1/n$ 之间,因此,可以定义

$$N_2(P_1, P_2, \dots, P_n) = 1/q$$

为多物种优势程度(Degree of polydominance)的度量。一般地,有:

$$a = [(W_1 P_1^a - 1 + W_2 P_2^a - 1 + \dots + W_n P_n^a - 1) / (W_1 + W_2 + \dots + W_n)]^{1/(1-a)} \quad \text{式 55}$$

此式即将 n 个物种的相对多度的 $(a-1)$ 次方加权平均,尔后求其 $(a-1)$ 次方根的倒数。

由于 $W_i = P_i$,所以式 55 可以改写成:

$$N_a = (P_1^a + P_2^a + \dots + P_n^a)^{1/(1-a)} \quad \text{式 56}$$

N_a 可视多样性指数系列, a 的取值范围为 $-\infty$ 到 $+\infty$ 。其中,在多样性研究中应用较多的有 $a = -\infty, 0, 1, 2$,和 $+\infty$ 。相应地有:

$N_{-\infty}$ 为最稀疏种的相对多度的倒数, 即 N_{\min}/N ;

N_0 为样方中的物种总数即丰富度 S ;

N_1 为 Shannon—Wiener 指数的指数值, 即

$\exp(H')$ [数学证明见 Hill(1973)文献];

N_2 为 Simpson 指数的倒数, 即 $1/\lambda$ 或

$1/(P_1^2 + P_2^2 + \dots + P_n^2)$;

$N_{+\infty}$ 为最富集种的相对多度的倒数, 即 Berger—Parker(1970)指数的倒数, N/N_{\max} 。

式中: N 为样方中全部物种的个体总数, N_{\max} 为最富集物种的个体数, N_{\min} 为最稀疏物种的个体数。

Hill(1973)利用 N_a 系列计算了北威尔士草地植物群落物种多样性指数 $N_0, N_{0.5}, N_1, N_{1.5}, N_2$ 和 N_{∞} 的值。同时将计算结果绘于一张图上, 横坐标为样带位置, 纵坐标为 N_a 值。比较各曲线的形状发现, 存在 $N_a = N_{a+1} + C$ 的关系, 而非 $N_a = C \cdot N_{a+1}$ 。据此, 他认为用 $N_1 - N_2$ 定义均匀度比 N_2/N_1 可能更有意义。 $N_1 - N_2$ 作为均匀度指数是否具有普适性, 还有待于更广泛的实例予以证实。

2.6 群落 α 多样性测度方法的比较

目前已有大量的群落 α 多样性测度的指数和模型提出, 要想选择一个最好的方法常常是很困难的。但这种选择又必须做出。一种较好的“体验”各种多样性测度方法的标准是看它们对一组数据的应用效果。用于检验的数据分为两类: 一类是理论数据或虚拟数据 (Contrived data), 另一类是真实的调查数据。虚拟数据的优点在于, 它可以设计不同的数据组合以观察多样性测度方法对物种丰富度和均匀度变化的反应。然而, 现实世界中物种丰富度与均匀度常常是相关的, 并非象大多数理论数据中那样各自独立地变化。因此, 用现实数据比较或选择多样性测度方法就更有意义。

另一种选择多样性指数的方法, 是比较它们对某些即定标准的符合程度。这些标准主要包括: ①判别差异的能力; ②对于样方大小的敏感程度; ③强调哪一个多样性组分 (稀疏种还是富集种); ④被利用和理解的广泛性。

Taylor(1978)认为能否很好地地区别表面上看来区别不大的样本或生境, 是检验多样性指数有效性的重要标准。之所以如此, 是因为多样性测度在应用方面主要有环境污染监测和保护对象的选择两个方面。而这两个方面都要求多样性指数具有很强的区别能力。Taylor(1978)运用 9 个环境比较稳定地点的蛾类调查资料, 对 8 个多样性指数的区别能力进行了比较。其结果是对数级数分布模型的参数 α 居首位。依次是 Shannon—Wiener 指数, 物种丰富度 S , 对数正态分布模型的参数 λ , Simpson 指数的倒数等。Kempton(1979)也运用上述资料 (但地点增加到 14 个), 对 Hill 的多样性指数系列进行了比较。 N_0 至 $N_{0.5}$ 表现了最强的区别能力, N_1 即 $\exp H'$ 效果也比较好, 越接近 $N_{+\infty}$ 和 $N_{-\infty}$ 效果越差。Magurran(1981)的研究证实 Margalef 指数 [$D_{mg} = (S-1)/\ln N$], McIntosh 的 U 指数和物种丰富度 S 具有最大的区别能力 (Magurran, 1988)。总体而言, 强调物种丰富度的指数比强调优势度/均匀度的指数具有更大的区别差异的能力。

独立于样方大小的程度常常作为判断多样性指数有效性的依据。一般说来, 区别差异能力强的指数往往对于样方大小最敏感 (Kempton, 1979), 如物种丰富度, $\alpha < 2$ 的 Hill 多样性系列和 Berger—Parker 指数等。

按照受稀疏种和富集种的相对多度影响的程度不同,可以把多样性指数分成两类。Magurran(1988)对14种多样性指数进行了相关分析,结果如下: Simpson 指数, Berger—Parker 指数以及 Shannon—Wiener、McIntosh 和 Brillouin 均匀度指数为对富集种相对多度敏感的指数。换言之,这些指数测度的是群落的优势度。而其它的指数,如物种丰富度、对数正态分布模型参数 λ , 对数级数分布模型的参数 α 、Brillouin 指数、McIntosh U 指数、Shannon—Wiener 指数和 Margalef 指数等属另一类,即对稀疏种敏感的指数。

据统计,应用最广泛的几种多样性指数依次是(Magurran,1988):物种丰富度(S), Shannon—Wiener 指数(H')、Simpson 指数(D)和对数级数分布参数 α 。此外,Pielou(1975)推荐 Brillouin 指数; May(1975)推荐 Berger—Parker 指数;而 Taylor(1978)则更偏爱 α 。

从实践上考虑,最好能确定一种或几种群落多样性指数作为首选指数。这样,至少为不同地区、不同类型或不同学者的研究结果的比较提供可能。综合大多数学者的分析结果,物种丰富度指数(S)、Shannon—Wiener 指数(H')、Simpson 指数(D)对数级数分布参数 γ 和 Margalef 指数(D_{mg})等是值得推荐的群落多样性指数。当然,根据研究目的的不同可以选择更具针对性的测度方法。此外,在许多情况下,物种多度分布模型比单一的多样性指数提供更多的有关群落多样性的信息,是多样性测度中不容忽视的方面。

3 β 多样性的测度方法

β 多样性可以定义为沿着环境梯度的变化物种替代的程度(Whittaker, 1972),亦有人(据 Pielou, 1975)称其为物种周转速率(Species turnover rate)、物种替代速率(Species replacement rate)和生物变化速率(Rate of biotic change)。很多学者(Whittaker, 1960, 1972, 1977; MacArthur, 1965, 1972; Pielou, 1975; Wilson 等, 1983, 1984; Magurran, 1988)都对此进行过深入的研究。 β 多样性还包括不同群落间物种组成的差异。不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少, β 多样性越大(Magurran, 1988)。精确地测度 β 多样性具有重要的意义。这是因为:①它可以指示生境被物种分隔的程度;② β 多样性的测定值可以用来比较不同地段的生境多样性;③ β 多样性与 α 多样性一起构成了总体多样性(Overall diversity)或一定地段的生物异质性(Biotic heterogeneity)。根据调查数据的属性不同, β 多样性的测度方法可以分成两类:即二元属性数据测定法和数量数据测定法。

3.1 二元属性数据的 β 多样性测定

二元属性数据又称 0、1 数据或有、无数据。在群落调查中只考虑某个物种的存在与否,而不管其个体数目。Wilson 和 Shmida(1984)对于此类调查数据的 6 种主要的 β 多样性测定方法进行了较好的评价。

3.1.1 Whittaker 指数(β_w)

该指数由 Whittaker 于 1960 年提出,是第一个 β 多样性指数,其表达式为:

$$\beta_w = S/ma - 1 \quad \text{式 57}$$

式中:S 为所研究系统中记录的物种总数;

ma 为各样方或样本的平均物种数。

类似地,还有三种表达方式(Whittaker, 1972):

$$\beta_{WH} = \exp H'_c / \exp mH' - 1 \quad \text{式 58}$$

$$\beta_{WC} = Ecc/Ec - 1 \quad \text{式 59}$$

$$\beta_{WM} = Mn/Ms - 1 \quad \text{式 60}$$

式中: H' 和 mH' 分别是所研究系统中的 Shannon - Wiener 指数和各样方 Shannon - Wiener 指数的平均值;

Ecc 是所研究系统的物种总数 (S) 与最重要 (n_1) 和最不重要物种 (n_s) 重要值对数差的比率, 即 $S/(\lg n_1 - \lg n_s)$;

Ec 是各样方 $S/(\lg n_1 - \lg n_s)$ 的平均值;

Mn 是所研究系统中样方总数;

Ms 是各个种出现的样方数的平均值。很明显, 式 60 将得到与式 57 相同的结果。

物种组成完全相同的样方的 β_w 指数等于 1; 两个完全不同的样方的 β_w 指数等于 2。物种组成完全相同的样方应该没有物种组成的分化, 也就是说其分化值应为零。为此, Whittaker 在 β_w 指数的表达式中都减去 1。

β_w 指数计算简便, 而且直观地反映了 β 多样性与物种丰富度 (S) 之间的关系。若以物种丰富度作为多样性的测度指标, 则式 57 反映了 α 多样性、 β 多样性与总体多样性 S 即 γ 多样性之间的关系。 β_{ws} 是一种应用较为广泛的 β 多样性指数。

3.1.2 Cody 指数 (β_c)

Cody (1975) 在关于三大洲鸟类物种分布的讨论中, 把 β 多样性定为“调查中, 物种在生境梯度的每个点上被替代的速率”。Cody 以及 Pielou (1975) 的这种测度物种在环境梯度上变化或周转速率的方法可以用来定义群落间的交错区 (Whittaker, 1960)。Wilson 等 (1984) 认为, 作为现存生境范围的测度以及总体多样性的一个有用的组分, β 多样性应视为分化的总和 (Amount of differentiation) 而不是变化的速率。因此, 他们用 Cody 的速率测度对生境梯度的积分来定义 β 多样性指数, 并将其表示为:

$$\beta_c = [g(H) + l(H)]/2 \quad \text{式 61}$$

式中: $g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目;

$l(H)$ 是沿生境梯度 H 失去的物种数目, 即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数目。

β_c 指数通过对新增加和失去的物种数目进行比较, 使人们能获得十分直观的物种更替概念, 对于沿生境梯度变化排列的样本, 它清楚地表明了 β 多样性的含义。

3.1.3 Routledge 指数 ($\beta_R, \beta_I, \beta_E$)

Routledge (1977) 对如何把多样性区分为 α 多样性和 β 多样性问题十分关注。经过对 Whittaker 的 β_w 多样性指数进行认真的比较研究之后, 提出了三个新的 β 多样性指数:

$$\beta_R = [S^2/(2r + S)] - 1 \quad \text{式 62}$$

式中: S 为所研究系统中的物种总数;

r 为分布重叠的物种对数 (Species pairs)。

$$\beta_I = \log(I) - [(1/T) \sum e_i \log(e_i)] - [(1/T) \sum a_j \log(a_j)] \quad \text{式 63}$$

式中: e_i 为种 i 出现的样方数;

α_j 为样方 j 的物种数目。

$$T = \sum e_i = \sum \alpha_j$$
$$\beta_E = \exp(\beta_I) - 1 \quad \text{式 64}$$

3.1.4 Wilson 和 Shmida 指数(β_T)

Wilson 和 Shmida(1984)在野外研究物种沿环境梯度分布时提出了另一个 β 多样性指数 β_T (Beta turnover), 其表达式为:

$$\beta_T = [g(H) + l(H)]/2\alpha \quad \text{式 65}$$

很显然, 式 65 是把 Cody 指数(β_C)与 Whittaker 指数(β_w)结合形成的。式中变量的含义与式 57 和式 61 的相应变量相同。

3.1.5 对 6 种多样性指数的评价

许多学者(Whittaker, 1960, 1972; Routledge, 1977; Pielou, 1975; Wilson 等, 1983, 1984; Magurran, 1988)都从不同角度对 β 多样性指数进行不同程度的评价, 其中以 Wilson 等(1984)的评价较为全面。下面将以 Wilson 等的观点为主, 对上述 6 种 β 多样性指数的优劣予以评价。

第一, 与群落更替的直观概念一致: β 多样性测度的效果, 在一定程度上依赖于准确反映群落更替程度(Degree of community turnover)的能力。为了检验这个特性, 可考虑两种极端的情况: ①系统由同一单元组成, 即系统中每个物种在所有的梯度中都出现; ②系统由 C 个完全不同的单元组成, 即每个单元的物种仅分布于该单元而不与其他单元的物种相重叠。在第一种情况下无群落更替; 在第二种情况下则有 $C-1$ 个完全的群落更替。满足于这条标准的 β 多样性指数具有下列性质: 对于一个给定的研究系统, 测得的 β 多样性指数在数值上相当于一个确实具有 β 个完全群落变化系统中获得的值, 或确实具有 $\beta+1$ 个完全不同群落单元所获得的值。

前述 6 种 β 多样性指数中, 有 4 种满足或部分地满足这一标准。 β_w 精确地反映了在所有条件下群落更替的概念; β_T 只有在端点的平均物种数等于所有样本的平均物种数时才是如此; β_R 和 β_E 在更有限的条件下, 即每个群落样本包含相等的物种数时才适合。其余两种 β 多样性指数(β_C 和 β_I)不能反映群落更替的概念。

第二, 可加性: 如果沿环境梯度有三个抽样位置 a, b, c , 那么从 a 到 c 的 β 多样性等于从 a 到 b 和从 b 到 c 的 β 多样性之和, 即:

$$\beta_{(a,c)} = \beta_{(a,b)} + \beta_{(b,c)}$$

这就是可加性。如果不具可加性, 则 β 将依赖于不同环境梯度的特定位置, 而不是沿环境梯度群落更替的唯一反映。

在 6 种 β 多样性测度中, 只有 β_C 在所有条件下都具有可加性, β_w 和 β_T 仅在沿环境梯度的每个样本包含相等的物种数时才是如此, 而 β_R, β_I 和 β_E 都不具备这个特征。

第三, 独立于 α 多样性: 就一个群落来说, β 多样性是群落环境异质性的表征。一个物种丰富、均匀度高的群落(α 多样性高), 不一定 β 多样性就高; 反之一个 α 多样性较低的群落,

未必β多样性一定就低。这是因为α和β多样性两者的内涵是有差别的,所以对于一个给定的系统,β多样性应该独立于α多样性。

在β多样性的6种测度方法中,有5种(β_w 、 β_R 、 β_I 、 β_E 和 β_T)都是与α多样性独立的,而 β_C 却随着α多样性的增加而增加,因而它与α多样性是不独立的。

第四,独立于样本的大小:除了非常小的样本外,β多样性应该独立于样本的大小。该准则的一个简单的检验方法是在抽样数量增加而其他信息无变化时,测定β值的稳定性。

β_w 、 β_R 、 β_C 和 β_T 是独立于样本大小的,而 β_I 和 β_E 在增加不包含物种分布的更多信息的样本量时,其值也发生改变,这是因为 β_I 和 β_E 是由Pielou (1972,1975)研究离散寄主植物上昆虫的生态位宽度和重叠测度时得出来的。在这种情况下,样本(即生境)数本身包含了信息。因此在分析一个连续梯度物种分布数据时,因其生境常常并非离散结构,所以 β_I 和 β_E 的使用受到限制。

下面以表的形式(表1)列出用上述4条准则,对6种β多样性测度的评价。评价表明, β_w 和 β_T 满足或至少部分满足上述4条准则。 β_R 除可加性外也满足或部分满足其余3条准则。 β_w 和 β_T 比较, β_T 对沿环境梯度的群落更替更有直观的含义,因而当样本数据是沿着单一线路的环境梯度而变化时,使用 β_T 较为恰当;而 β_w 并没有假设一个环境结构,因此当样本不能沿一个单向梯度排列时可供使用,所以 β_w 是应用更为广泛的β多样性测度方法。

表1 6种β多样性测度方法的评价 (Wilson 等, 1984)

评价准则	β_w	β_C	β_R	β_I	β_E	β_T
群落更替的直观性	y	n	y *	n	y *	y * *
可加性	y *	y	n	n	n	y *
独立于α多样性	y	n	y	y	y	y
独立于样本大小	y	y	y	n	n	y

y:满足准则 n:不满足准则
y *:当对所有的样本(j) $a_j=a$ 时满足准则
y * *:当 $(a_1+a_n)/2=a$ 时满足准则

3.1.6 相似性系数测度

β多样性沿着环境梯度的变化可由上面介绍的6个指数进行测度。但β多样性的另一方面即不同群落间的(可能不出现在明显的环境梯度上或暂不清楚环境梯度的)β多样性的测度也是不容忽视的。目前,比较成熟的群落分类和排序技术是解决这一问题的较好方法(Magurran,1988)。

最简便的方法是运用相似性系数测度群落或生境间的β多样性。在众多的相似性指数中,应用最广、效果最好的是早期提出的Jaccard指数和Sorenson指数(Whittaker,1972; Southwood,1978; Janson 等 1981)。

Jaccard 指数 $C_J = j/(a + b - j)$

式 66

Sorenson 指数 $C_S = 2j/(a + b)$

式 67

式中:j 为两个群落或样地共有种数;
a 和 b 分别为样地 A 和样地 B 的物种数。

此外,Whittaker(1972)等还推存 Bray—Curtis (1957)指数,Orloci(1966)的欧氏距离等作为 β 多样性的测度方法。大量的指数和群落分类与排序技术在有关的植被数量分析技术的专著中都有详细介绍,此不赘述。

3.2 数量数据的 β 多样性测度

上述二元属性数据 β 多样性测度方法的优点在于计算简便,易于使用。然而,不足也源于此。不考虑每一物种的个体数量或相对多度,势必过高估计稀疏种的作用,而导致不合理的结论。为此,生态学家试图利用数量数据测度 β 多样性 (Southwood, 1978)。

3.2.1 Bray—Curtis 指数

该指数是在 Sorenson 指数(式 67)的基础上形成的,是一个应用非常广泛的指数。其表达式为:

$$C_N = 2jN/(aN + bN) \quad \text{式 68}$$

式中: aN 为样地 A 的物种数目;

bN 为样地 B 的物种数目;

jN 为样地 A (jNa) 和 B (jNb) 共有种中个体数目较小者之和,即 $jN = \sum \min(jNa, jNb)$

3.2.2 Morisita—Horn 指数

Wolda(1981)比较了大量的定量的相似性系数,发现只有 Morisita—Horn 强烈受到物种丰富度和样方大小的影响。因此,该指数的不足在于它对最富集种的多度非常敏感。Wolda(1983)将 Morisita—Horn 指数进行适当的改进,并应用于热带螳螂群落的 β 多样性测定,取得了满意的结果。Wolda 改进公式为:

$$C_{MH} = 2 \sum (a_{ni} \cdot b_{ni}) / (da + db) aN \cdot bN \quad \text{式 69}$$

式中: aN 、 bN 与式 68 相同;

a_{ni} 和 b_{ni} 为 A 和 B 样地中第 i 种的个体数目;

$$da = \sum a_{ni}^2 / aN^2 \quad db = \sum b_{ni}^2 / bN^2$$

Smith (1986) 近来对相似性测度方法进行了较为全面的比较和分析,并利用 Rothamsted 昆虫调查数据对定量和定性的测度技术进行检验。她的结论是:定性数据的 β 多样性测度方法不尽如人意,其中效果较好的是 Sorenson 指数(式 67)。定量方法中,改进的 Morisita—Horn 指数(式 69)效果最好(据 Magurran, 1988)。对于具体的研究,指数的选择应根据具体的数据类型与结构和研究的目的决定。

3.2.3 Whittaker 的以半变(Half—change)为单位的 β 多样性测度

Whittaker(1960)把半变定义为两个具有 50% 的物种相似性的样本间的生态距离。其表达式为:

$$Hc = (\log CC_0 - \log CC_n) / \log 2 \quad \text{式 70}$$

式中: CC_0 为群落的“内部结合值”(Internal association),即重复样方的相似性,一般为 60%~90%。Whittaker(1960)等以生态学上有意义的梯度距离为横坐标(X 轴),以样本平均相似性为纵坐标(Y 轴)作图,表明随着梯度距离增加群落相似性逐渐减小。当用最小二乘法拟合这条直线时,则直线在 y 轴上的截距可定义为两个重复样本的期望相似性。一般说

来,这个值在 75%左右。

CCn 为群落梯度或环境梯度中两个端点样方的相似性。

相似性可以由 Bray—Curtis 指数(式 68)求得,亦可由下式求得

$$PS = 2 \sum \min(n_{ij} \cdot n_{ik}) / (N_j + N_k)$$

其中: n_{ij} 和 n_{ik} 为样方 j 和 k 的共有种 i 的个体数或重要值; N_j 和 N_k 分别为样方 j 和 k 的个体总数。用式 57 分别计算同一组群落或样地的不同层次,如乔木层、草本层等的 Hc 时,结果往往不同。这一事实反映了群落的不同层次或不同分类群间相对独立的多样性关系(Whittaker, 1972)。式 70 对于演替的讨论具有十分重要的意义(Whittaker 等, 1978)。

4 结语

群落多样性研究的理论意义在于认识群落的结构和功能,去发现控制群落组成和结构的一般规律(Pielou, 1975; Watkins 等, 1994),了解群落动态的内在机制。群落多样性研究的实践意义主要包括保护与监测两个方面。在生物多样性保护实践中,人们常以多样性指数为依据评价群落或生态系统的状况,从而采取相应的保护措施。其理论根据是群落的多样性指数越高,该群落的意义越大。从遗传资源或基因多样性的保护角度考虑是有一定道理的,但从生态学角度考虑并不尽然。如地带性顶极群落往往比其前几个演替阶段的物种多样性指数低,但它却是稳定的、与当地环境适应的群落,是生态意义的“好”群落。因此,要具体问题具体分析,依据不同的目的去合理地利用多样性指数。在环境监测,特别是水域监测方面,多样性指数和物种多度分布格局具有较大的应用价值,已取得了一些成功的实例(Magurran, 1988)。总而言之,生物群落多样性的测度是生物多样性研究中十分重要的内容,具有很高的理论价值和实践意义。我国这方面研究还比较薄弱,是亟待加强的研究领域。笔者希望本文能为本领域的研究起到一定的促进作用。

参 考 文 献

- 万方浩, 陈常铭. 1986. 综防区和化防区稻田害虫——天敌群落组成及多样性的研究. 生态学报, 6(2): 159—170
- 么枕生, 丁裕国. 1990. 气候统计(修订本). 北京: 气象出版社
- 尤民生, 吴中孚. 1989. 稻田节肢动物群落的多样性. 福建农学院学报, 18(4): 532—538
- 尤民生, 吴中孚. 1992. 福建郊区稻田节肢动物群落的结构和动态. 福建农学院学报, 2(1): 56—62
- 王伯荪, 彭少麟. 1986. 鼎湖山森林群落分析. 中山大学学报, (2): 93—97
- 王宗英. 1986. 图门江流域林区居民点鸟类群落的研究. 动物学研究, 7(1): 5—13
- 北京林学院等. 1980. 数理统计. 北京: 中国林业出版社
- 任淑智. 1991. 北京小型湖泊底栖无脊椎动物群落结构特征与营养状况的研究. 应用生态学报, 2(3): 221—225
- 李代芹, 赵敬钊. 1993. 棉田蜘蛛群落及其多样性研究. 生态学报, (13): 205—213
- 李荣冠, 江锦祥. 1989. 厦门港软体动物多样性及其与沉积物的关系. 生态学报, 9(3): 271—273
- 李典谟. 1987. 生态的多样性度量. 生态学杂志, 6(4): 49—52
- 吴亚, 金翠霞. 1986. 稻田蜘蛛群落结构及其动态的初步研究. 生态学杂志, 5(4): 6—11
- 宗志祥, 许崇任等. 1993. 洋河水库轮虫群落用于水质评价的研究. 环境科学学报, 13(1): 101—106

- 张洁. 1984. 北京地区鼠类群落结构的研究. 兽类学报, 4(4):265—271
- 张晓爱. 1986. 青海省海北地区高寒草甸鸟类群落结构的季节变化. 动物学报, 32(2): 180—187
- 罗志义. 1982. 上海佘山地区棉田节肢动物群落多样性分析及杀虫剂对多样性的影响. 生态学报, 2(3): 255—266
- 罗森源等. 1985. 轮藻群落对数正态分布在湘江水质评价中的应用. 中国环境科学, 5(6): 11—15
- 赵志模, 郭依泉. 1990. 群落生态学原理与方法. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社
- 尚玉昌, 蔡晓明. 1992. 普通生态学(上册). 北京: 北京大学出版社
- 周庆强, 钟文勤等. 1982. 内蒙古白音锡勒典型草原区鼠类群落多样性的研究. 兽类学报, 2(1): 89—94
- 金翠霞, 吴亚. 1982. 群落多样性的测定及其应用的探讨. 昆虫学报, (1): 28—33
- 胡萃, 叶恭银等. 1992. 浙江野桑蚕寄生性天敌调查及群落结构分析. 植物保护学报, 19(4): 337—344
- 郝占庆, 赵士洞等. 1994. 长白山北坡阔叶红松林及其次生白桦林高等植物物种多样性比较. 应用生态学报, 5(1): 16—23
- 钱 宏. 1990. 长白山高山冻原植物群落的生态优势度. 生态学杂志, 9(2): 24—27
- 高宝嘉, 张执中等. 1992. 封山育林对植物群落结构及多样性的影响. 北京林业大学学报, 14(2): 46—53
- 高宝嘉, 张执中等. 1992. 封山育林对昆虫群落结构及多样性稳定性影响的研究. 生态学报, 12(1): 1—15
- 高玮, 相桂权. 1988. 大兴安岭北部夏季森林鸟类群落结构研究. 野生动物, (6):16—19
- 高玮, 相桂权等. 1991. 东北山地次生林鸟类多样性的研究. 生态学杂志, 10(5):35—39
- 高玉荣. 1992. 京津地区主要河流浮游植物群落结构特征与河流质量的研究. 中国环境科学, 12(3): 203—209
- 陈化鹏, 高中信等. 1992. 沽河林区夏季森林鸟类群落结构研究. 东北林业大学学报, 20(6):49—55
- 钟文勤, 周庆强等. 1981. 内蒙古白音锡勒典型草原区鼠类群落的空间配置及其结构研究. 生态学报, 1(1):12—21
- 黄玉瑶等. 1982. 应用大型无脊椎动物群落结构特征及其多样性指数监测蓟运河污染. 动物学集刊, (2): 133—146
- 彭少麟, 王伯荪. 1983. 鼎湖山森林群落 I 物种多样性. 生态科学, (1):11—17
- 蒋光藻, 谭向红. 1989. 成都地区农田鼠类群落结构研究. 西南农业大学学报, 11(2): 121—125
- 蔡晓明, 任久长等. 1992. 青龙河底栖无脊椎动物群落结构及其水质评价. 应用生态学报, 3(4): 364—370
- Ludwig, J. A. 等. 1988. 李育中等译. 1991. 统计生态学. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社
- May, R M. 1976. 孙儒泳等译. 1980. 理论生态学. 北京: 科学出版社
- Pielou, E. C. 1969. 卢泽愚译. 1978. 数学生态学引论. 北京: 科学出版社
- Pielou, E. C. 1985. 卢泽愚译. 1991. 数学生态学(第二版). 北京: 科学出版社
- Southwood, T.R. 1978. 罗河清等译. 1984. 生态学研究方法: 适用于昆虫种群的研究. 北京: 科学出版社
- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 37:199—204
- Beaman, J. H. et al. 1990. Diversity and distribution patterns in the flora of Mount Kinabalu. In Bass, P. et al (eds.). *The Plant Diversity of Malesia*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers
- Berger, W. H. et al. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep seasediments. *Science*, 168:1345—1347
- Bray, J. R. & J. D. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27:325—349
- Bulla, L. 1994. An index of evenness and its associated diversity measure. *Oikos*, 70(1): 167—171

- Cody, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press
- Connor, E. F. et al. 1978. Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol. Monogr.*, 48:219—48
- Fisher, R. A. et al. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12:42—58
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press
- Heip, C. A. 1974. New index measuring evenness. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 54:555—557
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54:427—431
- Hurlbert, S. H. 1971. The non — concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52:577—586
- Kempton, R. A. 1979. Structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics*, 35:307—322
- Kempton R. A. et al. 1978. A comparison of three measures of diversity. *Biometrics*, 34:25—37
- Krebs, C. 1978. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (2nd ed). New York: Harper & Row Publishers
- Kvalseth, T. O. 1991. Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures. *Oikos*, 62(1): 123—127
- Lambshead, J. et al. 1985. Structural patterns of marine benthic assemblages and their relationships with empirical statistical models. In Gibbs, P. E. (ed.). *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth*. Cambridge: Cambridge University Press
- Lloyd, M. et al. 1968. On the reptile and amphibian species in a Bornean rain forest. *Amer. Natur.*, 102:497—515
- MacArthur, R. H. 1966. Notes on Mrs. Pielou's comments. *Ecology*, 47:1074
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York: Harper & Row
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press
- May, R. 1975. Patterns of species abundance and diversity In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge MA: Harvard University Press, 81—120
- McIntosh R. P. 1967. An index of diversity and relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48:392—404
- McNaughton, S. J. et al. 1979. *General Ecology* (2nd ed). New York: Holt, Rinehart and Winston
- Molinari, J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos*, 56(3):319—326
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. System*, 5:285—307
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons Inc
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29:254—283.
- Routledge, R. D. 1977. On whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58: 1120—1127
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102: 243—282
- Sheldon, A. L. 1969. Equitability indices dependence on the species count. *Ecology*, 50: 466—467
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688

- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Amer. Nat.*, 116:770—787
- Taylor, L. R. 1978. Bates, Williams, Hutchinson, a variety of diversities. In L. A. Mound and N. Warloff (eds.). *Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society*. Oxford: Blackwell, 1—18
- Watkins, A. J. and J. B. Wilson. 1994. Plant structure, and its relation to the vertical complexity of communities: dominance/diversity and spatial rank consistency. *Oikos*, 70(1):91—98
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. Oregon and California, *Ecol. Monogr.*, 30: 279—338
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147:250—260
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21:213—251
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In M. K. Hecht, W. C. Steere and B. Wallace (eds.). *Evolutionary Biology*, Vol. 10, New York: Plenum, 1—67
- Wilson, J. B. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, 2:35—46
- Wilson, M. V. and C. L. Mohler. 1983. Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio*, 54: 129—141

第十一章 生物群落梯度分析方法及其计算软件的比较^①

高琼 李霞

1 概述

生物多样性的动态和机制的研究(尤其是物种多样性和生态系统多样性的研究)的核心问题之一就是物种和系统空间分布定量规律及其动态的研究。群落数量分析则是完成上述研究的主要手段。

过去 20 年里,植物群落学的数量分析方法得到了极大的发展,其重要原因之一是由于计算机技术的高速发展和在生态学领域里的日益广泛的应用。梯度分析方法作为群落生态学定量研究的重要方法,也经历了从简到繁,从直接梯度分析到间接梯度分析,又回到直接梯度分析(可称组合直接梯度分析)的发展过程。梯度分析所隐含的基本假设是研究对象范围内的植物群落中的各植物种及其所处的环境中的各种生态因子在空间作连续或近似连续分布。同其他数量分析方法一样,梯度分析的根本目的是为了揭示植物群落的结构的空间变化与环境因子空间的关系(Digby 和 Kempton, 1987; Gauch, 1982)。随着分析理论和方法的不断改进和完善,各种通用性计算软件(程序)也不断出现。目前国际上比较成熟的和应用较为广泛的计算软件有: CEP (Cornell Ecological Programs) (Gauch, 1987), MULVA-4 (Wildi, 1990), SYNTAX (Podani, 1991), PATN (Belbin, 1987), CANOCO (Ter Braak, 1988), 以及由中国科学院植被数量生态学开放实验室所发展的数量分析软件包 FUZPAK (高琼, 1990)。各种梯度分析方法,如加权平均(WA),极点排序(PO),主分量分析(PCA),主坐标分析(PCOA),相互平均分析(RA/CA),典范相关分析(CCOA),典范对应分析(CCA),去势(Detrending)对应分析(DCA),去势典范对应分析,以及非度量性排序分析(NMOM)等,在这些软件中都得到了不同程度的实现。本文的目的旨在通过对各种不同的分析方法作出定性的或者定量的评价,使这些方法和软件的使用者们对这些软件的功能和性能及其限制有一个比较完整的了解。通过对现有分析方法的比较,力图探索未来梯度分析发展的方向,是本文的又一个目的。

2 直接梯度分析 (Direct gradient analysis)

植物群落的野外调查数据和实验分析结果通常是两组数据,这里分别用矩阵 $[X]$ 和 $[E]$ 来表示。其中 $[X]$ 是植物要素矩阵,共 n 行, m 列,其元素 X_{ij} 表示 n 个样方中的第 i 个样方中的 m 个植物种中的第 j 个植物种的观测值(如多盖度,重要值等)。矩阵 $[Y]$ 有 n 行, p 列,其元素 E_{ik} 表示第 i 个样方所处的环境中的 p 个生态因子中的第 k 个因子的观测值。

^① 注:本文为国家自然科学基金和植被数量生态学开放实验室共同资助项目。
中国科学院植被数量生态学开放研究实验室梁宁同志曾参加部分工作。

直接梯度分析从探求所有植物种对环境的依赖关系出发；用图表或回归统计的方法一一找出所有的生物要素与各种环境要素之间的关系(Greig-Smith, 1983)。直接梯度分析具有直观、简便的特点。但它的应用却受到了极大的限制，其根本原因在于生态学数据大多是自然状态下的观测数据。这种观测数据与一般实验室里所取得的数据的根本差别是后者通常是在严格控制某些因子的情况下取得的。这些实验数据中的变化通常可以明确地归结于某个特定的因子的变化。而生态学野外调查数据几乎完全没有这些控制。各植物种之间，各环境因子之间一般存在着非常复杂的相互作用(如物种的竞争作用、共生、互生关系等)。表现在数据中就是各植物种间，各环境因子之间的相关。直接梯度分析往往由于不能排除这些相关性的影响而导致错误的结论。因此，只有在各环境要素间，各植物种之间表现出明显独立时，直接梯度分析才能给出正确的结果(Digby 和 Kempton, 1987)。

3 间接梯度分析 (Indirect gradient analysis)

为了克服直接梯度分析的上述弊病和限制，间接梯度分析应运而生。扼要地说，间接梯度分析一般分为排序分析和环境解释两步进行。排序分析在植物要素数据中找出一些相互独立的组合植物要素(通常称之为排序轴或排序得分)，在环境要素中找出一些相互独立的组合环境要素，然后将这些相互独立的组合植物要素和相互独立的组合环境要素在环境解释中用回归分析或其它有关分析联系起来，希望这种联系能揭示植物要素和环境之间关系的某些规律性。这里所说的组合环境要素，指的是各原始要素的某些特定的方式的组合(线性或非线性)。因为这些组合要素相互独立，也就避免了直接梯度分析的弊病。实际上，排序分析通常多对群落数据矩阵 $[X]$ 进行，所得到的组合排序轴一般能反映某些真实的环境要素的组合。所以又称排序轴为假想环境变量(Hypothetical environmental variables)或隐含变量(Latent variables) (Ter Braak, 1988)。

间接梯度分析的关键是第一步排序分析。排序分析能否找出可以解释的假想环境变量决定间接梯度分析的成败。根据所隐含的模型和理论的不同，间接梯度分析中的排序分析常用到的方法可分为两大类：线性和非线性模型排序。前者假设植物对环境因子的响应是线性的，后者对这一响应关系作了更一般的非线性假设。常用的线性排序分析方法有主分量分析(PCA)，而非线性方法则有加权平均(WA)，相互平均法(RA)，Gaussian 排序法等。

排序分析还具有两个客观效应，其一是降维，即将 m 维欧氏空间的数据降到 q 维空间($q =$ 排序轴数)。通常 $q \ll m$ ，降低维数有利于对数据结构的了解(阳含熙, 1983; Gauch, 1977)。其二是滤去数据中的噪音或随机干扰。由于排序分析一般只取仅载有绝大部分数据中的原始信息的前几轴的坐标，换言之，排序扬弃了少量的次要的信息，而这些次要信息通常是由于数据采集中的随机误差所致，滤去这些噪音通常有利于植物和环境之间关系的发现。

3.1 主分量分析(Principal component analysis)

自从主分量分析被引入生态学研究以来(Goodall, 1954)，得到了极为广泛的应用。其计算方法可参阅阳含熙(1983)，Morrison (1967)，Pielou (1977)，Gittins (1969)的著作。Orloci (1975) 曾经作过一些具体的应用分析。主分量分析的基本理论是植物对环境因子作线性响应(Ter Braak, 1988)，这一线性关系反应在各植物种观测值被看作是假想环境变量的线性组合上(Digby 和 Kempton, 1987; Ter Braak, 1988)。这种线性假设一般来讲是很难

令人信服的。它只有在环境因子变化幅度较小时才近似成立。因此 PCA 只有在所有植物种的观测值变化不大时,也就是数据矩阵中的“0”元素较少时才适用。

主分量分析计算方法很成熟,前述所有软件(包)中都设有主分量分析。

3.2 极点排序分析法(Polar ordination)

极点排序法由 Bray 和 Curtis (1957) 提出,其步骤大至如下:1) 在多维的植物种空间中主观确定两个样方点,假定它们处在数据集的某一组合环境梯度的两个端点。然后按空间坐标投影的方法将所有的样方点都投影到两点连成的直线上,排序得分就是各样方在直线上的相对位置。给出多个极点对可以得到多维排序。

极点排序的关键是选出合理的极点对。它们必须代表某种环境因子(或组合环境因子)在研究范围内的极端情况。在很多情况下,这种选择带有很大的盲目性。并且,由于数据中一般存在有奇异点(Outlier),而且有些奇异点比正常数据点更容易被选作极点。以奇异点作极点很容易导致难以解释的排序结果。

CEP 中的 ORDIFLEX 程序设有极点排序分析,且具有自动选择极点的功能。第一对极点选在相距最远的两点;而第二对极点是选在处于第一轴中点附近的相距最远的两点。

3.3 相互平均(Reciprocal average)及其推广(Correspondence analysis)

Whittaker (1948), Curtis 和 McIntosh (1951) 等人最早将加权平均(Weighted average)方法用于生态排序。给定各植物种对环境的适应性 U_{kj} (这里 U_j 代表第 j 个植物种的最佳环境值,当该植物处于环境值为 U_j 时,其生长发育最好,具有最大的响应值。环境偏离此值时,植物的响应值都要下降), 样方 i 在的环境值 Y_i 可以用处于其上的各种植物的最佳环境值 U_j ($j = 1, 2, \dots, m$) 的加权平均来定义。所用的权就是样方中各种植物的观测值 X_{ij} 。如果将 U_j 视为植物种的组合环境梯度的最佳值, Y_i 就是排序的样方得分。它代表样方 i 在排序轴上的位置。另一方面,如果已知样方 i 在组合环境梯度上的位置 Y_i , 也可以用加权平均的方法求出各植物的最佳环境值 U_j 。

加权平均有赖于所提供的 U_j (或 Y_i) 的准确程度。只有在极有限的情况下这些值才是已知的。加权平均尽管简单,但它所隐含的单峰响应模型使得它能适应较宽的生态变化幅度。

通常情况下, U_j 和 Y_i 均为未知,此时可任意选取 U_j (或 Y_i), 用加权平均的方法计算 Y_i (或 U_j), 将所得 Y_i (或 U_j) 再用加权平均计算 U_j (或 Y_i), 再将所得 U_j (或 Y_i) 用加权平均计算 Y_i (或 U_j), \dots , 如此重复下去,直至 U_j 和 Y_i 收敛至稳定值为止。这个计算过程,就是 Hill (1973) 提出的所谓的相互平均法(RA)。相互平均的计算过程,从数学上看,也是一个解特征值问题的过程。用标准的特征值问题的解法可以同时求得多个排序轴坐标 U_{jk} , Y_{ik} ($k = 1, 2, \dots, q$, q 为排序轴数)。因为这种分析方法可以同时求出植物和样方的排序,所以又被称之为对应分析(CA, Hill, 1974)。由于 CA 隐含的非线性单峰响应模型,它被认为是一种比 PCA 适应性更强的一种排序方法(Gauch 等, 1977)。

其它非线性响应模型排序方法还有 Gaussian 分布排序(Gauch 等, 1974), 多维变尺度法(Multidimensional scaling) (Anderson, 1971)。Austin (1976) 提供了这方面的详尽的综述。

3.4 拱形效应(或马蹄形现象)的处理(DCA, FSPA)

上述的几种主要排序方法如 PCA, RA 等,有一个共同点,就是计算过程中都用到了矩

阵的特征值的解法。这种计算方法可以保证各排序轴之间是线性独立的，并且反映了独立的环境梯度组合。这个过程中存在两个问题，(1)由于物种对环境的响应的非线性，相似度矩阵中的元素可能不能反映样方之间在生态因子梯度上的实际距离。实际距离越大，这个问题越严重；(2)特征值解法只能保证排序轴之间线性无关，但并不能保证排序轴之间没有二次以上的关系。这样，即使是由单一环境梯度(Coenoline)所产生的群落数据，排序结果的前两轴很有可能存在二次以上的关系，这种排序轴间的非线性关系被通称为拱形效应(Arch effect)。拱形现象的存在可能淹没了真实的环境梯度，导致对排序结果的错误解释(Gauch, 1982; Heiser, 1981, 1987)。

两种主要的方法被用来解决拱形效应问题。其一是著名的 DCA (Detrended correspondence analysis) 去势对应分析(Hill 和 Gauch, 1980)。DCA 解决拱形问题是从其产生的第二种原因入手的。为了保证各排序轴之间不仅没有线性关系，而且没有任何非线性关系，在用 RA 提取第一排序轴后，对其进行分段，并且记下各段中的样方号。在继续用对应分析法提取第二轴坐标的叠代过程中，插入了从第二轴坐标中减去均值的运算，这样可以保证每一段的第二轴坐标平均值都是零。叠代收敛后第二轴和第一轴之间也就近似没有任何线性和非线性的关系。用同样的方法可以提取第三轴，第四轴，……这样得出来的排序轴也有一定的任意性，排序结果有赖于分段数。段数少则难以达到去势的目的，太大则又容易将真实生态距离从排序结果中排除(Minchin, 1987; Pielou, 1984)。

第二种方法 FSPA (Flexible shortest path adjustment, Bradfield 和 Kenkel, 1987) 着眼于排序所用的相似矩阵的相似或距离的度量。通常情况下，只有在样方间的实际距离较小时，相似(或距离)度量才能反映真实的生态距离。实际距离越大，相似度量对实际距离的扭曲越大。FSPA 方法的第一步是将距离矩阵中的大于某一阈值的元素用缺损值代替(认为它们不能反映真实的生态距离)，这样作相当于切断了某些样方间的联系(认为缺损值代表的距离为无穷大，相似度为零)。第二步是力图找出每一缺损值所对应的两个样方间的经其他样方联结起来的最短途径(途径的长短是这样确定的：设样方 i, j 间距离值缺损，而 i 与 k 之间有距离 D_{ik} ， j 与 k 之间有距离 D_{jk} ，则途径 $i \rightarrow k \rightarrow j$ 的距离就是 $D_{ik} + D_{jk}$)，以此最短途径来代替缺损值，作为调整后的新的 i, j 间的距离值。当所有缺损值都被重新填满时，可以用标准的特征值方法去求取排序坐标。FSPA 方法简单，而且非常有效。存在的问题是如何合理地确定阈值。阈值太大达不到恢复生态距离的目的，距离阈值太小又可能导致矩阵中缺损值太多，而无法找到联结所对应的两点间的通道，无法建立新的距离矩阵，此时 FSPA 失败。

Ter Braak (1986, 1987b) 在他的 CANOCO 中使用了 Hill (1980) 提出的一种多项式去势方法，即在后续排序轴的叠代计算中，设置了对前面已经算出了的排序轴的多项式回归的估计值，将所得残差作为新的坐标值。由于消除了分段的任意性，多项式回归是一种较分段去势合理的方法。分段去势设在 CEP 的 DECORANA 程序中。MULVA-4 中设有 FSPA。

去势方法在 FUZPAK 中得到了推广，高琼(1991)不仅把它用于 CA 的非线性方法，而且将其实现在其它方法如 PCOA 中，于是就产生了 DPCOA 等方法。

4 约束直接梯度分析方法(Constrained direct gradient analysis)

前述所有的排序方法只是间接梯度分析的第一步,排序成功与否,有待于下一步环境解释的检验。成功的排序分析得出的排序轴应该与真实的环境梯度(或其组合)有较大的相关关系。但是由于排序分析只是对植物群落数据进行(完全独立于环境数据),受数据中随机误差和奇异值的影响,排序轴可能不能反映真实的环境梯度。能否在排序分析的同时,实现环境解释呢?换言之,能否在排序分析的计算中加入环境数据的限制,“强迫”所得到的排序轴与环境数据产生尽可能大的相关关系?实现这一思想的分析方法被称作典范分析法(Canonical analysis),按 Ter Braak(1988)的术语,叫约束直接梯度分析法。

4.1 典范变量分析(Canonical variate analysis, CVA)

典范变量分析的对象是具有分组约束的数据。设 n 个样方根据其所处的环境被分作 C 组。典范排序分析的目的是找出一组相互独立的排序轴,使得各样方在排序轴上的投影具有最大可能的组间距离(Blachith 和 Reyment, 1971),因此 CVA 又被称为线性判别分析(Mardia 等, 1979)。CVA 多用在评价判别,而作为排序分析没有什么明显的优势(Kessel 和 Whittaker 1976)。MULVA 中设有 CVA。

4.2 典范相关分析(Canonical correlation analysis, CCA)

典范相关分析(CCA)在一步运算中求出样方的两个不同的排序。其一为基于群落数据的排序,其二为基于环境数据的排序。排序所使用的都是线性模型。两个排序的各自内部不同轴之间相互线性独立,但两排序之间的对应轴(如第一排序的第一轴和第二排序的第一轴之间,第一排序的第二轴和第二排序的第二轴之间)却有最大的相关关系。Hughes 和 Lindley (1955), Austin (1968), Gauch 和 Wintworth (1976) 等人曾将 CVA 用于土壤和植物群落的研究。Gittins (1979) 曾有过较为全面的综述。

典范相关分析中加入了环境变量对排序结果的限制,但由于它的对于植物对环境的线性响应的假设,限制了它在较长生态梯度情况下的应用。同 PCA 一样,只有在研究对象的生态因子变化不大时才适用。

4.3 多余度分析(Redundance analysis, RDA)

多余度分析(Rao, 1964; Van den Wollengerg, 1977)是在 PCA 的特征值和特征向量的叠代计算过程中,加入了样方得分对环境变量的线性回归分析,以回归分析的估计值作为新的样方得分参与运算。因此多余度分析与典范相关分析非常类似,所用的都是线性响应假设。不同之处在于环境变量仅作为群落数据的排序的限制条件存在。因此它比典范相关分析更为自由(Griffins, 1985)。CANOCO 中设有 RDA, FUZPAK 中设有与 RDA 非常类似的 CPCOA(Constrained principal coordinate analysis)。

4.4 典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)

为了克服前述线性限制排序分析的不足, Ter Braak (1988) 提出了典范对应分析。其方法是在对应分析的叠代计算中,插入了样方对于环境变量的线性回归分析,以回归分析的估计值取代原来的样方得分参与叠代运算。典范对应分析是目前梯度分析技术中较为可靠,适应性较强的一种分析方法。可以说是目前梯度分析方法研究的前锋。CANOCO 和 FUZPAK 中均设有 CCA。

4.5 群落变化的空间分量的处理

前述所有数量梯度分析模型的共同假设是环境变量的变化是导致植物群落的结构变化的唯一因素。大部分模拟群落数据发生器也是根据这一原理而构造的。实际群落数据远非如此简单,群落中的任何植物种的状态除与样方所处的环境量有关外,还受植物种之间相互作用这一重要因素的控制。而植物种间的相互作用又与群落的空间格局有极强的关系。Legendre 和 Fortin(1989), Borcard 等。(1992) 对群落数据中的由于空间格局所导致的群落结构的变化进行了定量的探讨,并建议在梯度分析中引入样方空间位置变量,取得了较好的效果。

5 软件功能和计算实例的比较

表 1 中列出了各种软件(包)的分析功能。为了对各种分析方法和软件的实际性能进行比较,笔者利用 MULVA-4 中的 SPAG 程序产生了一组单梯度数据,包括 20 个植物种、30 个样方。模拟环境梯度的变化幅度为 0~100。笔者对此数据用 MULVA-4 中的 PCAB 和 FSPA 作 PCA 分析和 FSPA 调整距离 PCA 分析(FPCA);用 CEP 中的 DECORANA 作 CA 和分段去势 DCA 分析。用 FUZPAK 中的 FISOD 作 PCOA 和 多项式去势 DCA (FDCA)分析;用 CANOCO 作 CCA 和 去势 CCA 即 DCCA 分析。分析结果的前二轴得分如图 1 和图 2 所示。从图中可以看出,PCA, CA, CCA, PCOA 都表现出相似的拱形效应。DCA, FDCA, DCCA 均消去了二次关系拱形,但三次关系仍然存在。FPCA 距离消拱法的作用在第一轴的中间部分很明显,但两端仍然存在一定的畸变。

表 1 植被数量分析计算软件功能比较(梯度分析)

CANOCO	CEP	FUZAK	MULVA-4	PATN	SYNTAX	
WA		ORDIFLEX*				
PO		ORDIFLEX				
PCA	CANOCO	ORDIFLEX	FISOD	PCAB	KYSP	PRINCOMP
PCOA			FISOD	PCAB		PRINCOOR
CA	CANOCO	DECORANA	FISOD	PCAB		
DCA	CANOCO	DECORANA	FISOD		DECOR	
FSPA				FSPA		
DPCOA			FISOD			
BP		BIPLOT	FISOD			
CVA	CANOCO			AOCL		
RDA	CANOCO					
CPCOA			FISOD			
CCO	CANOCO					
CCA	CANOCO		FISOD			
DCCA	CANOCO		FISOD			
DCPCOA				FISOD		

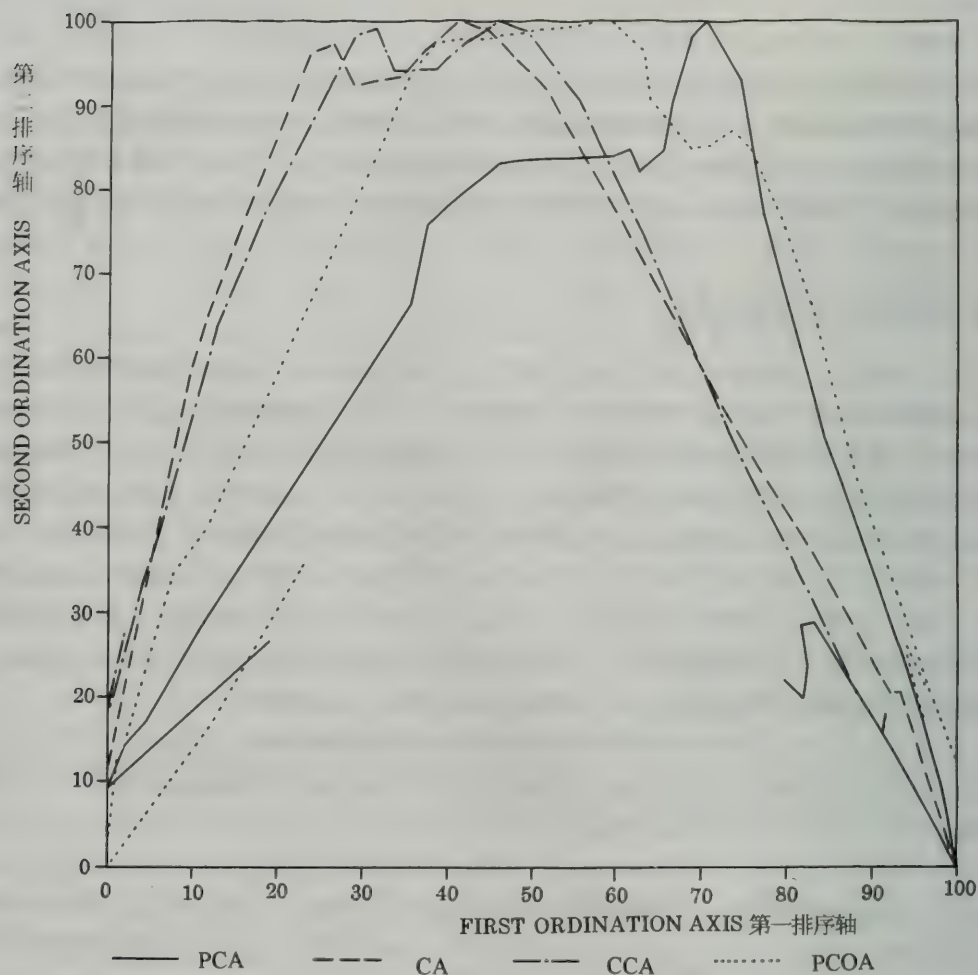


图1 PCA, CA, CCA, , PCOA 排序分析结果的 1、2 轴得分比较

图 3、图 4 显示了各种方法分析结果的第一排序轴与环境梯度之间的比较。理想情况下,第一轴与环境梯度应该是一条连接图框的对角线。从图 3 中可以看出,基于线性响应假设的 PCA 和 PCOA 对直线偏离较大,说明单峰响应模型的 CCA 和 CA 的性能较线性模型优越。图 4 中 FPCA 对直线的偏离最大。

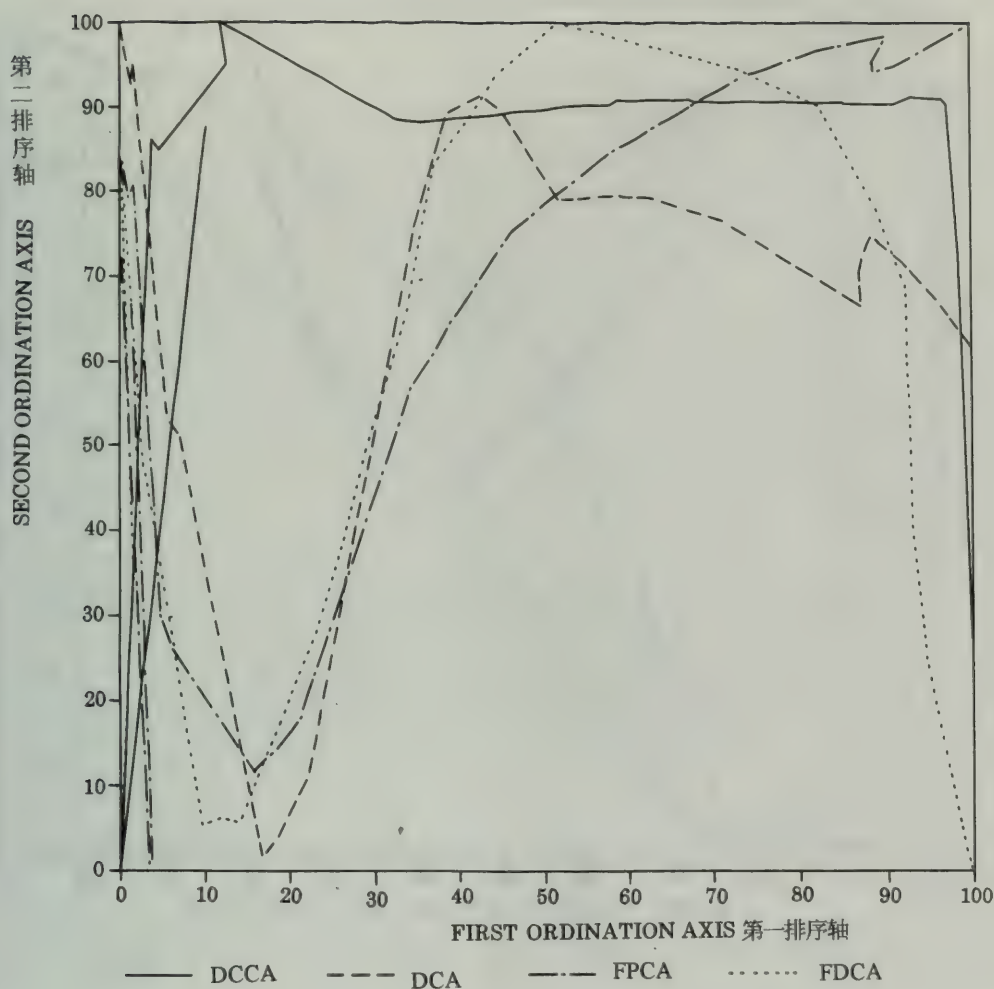


图 2 DCA, DCCA, FPCA, FDCA 排序结果的 1、2 轴得分比较

表 2 中列出了各种方法的各排序轴之间,各排序轴和环境梯度之间的相关系数。理想排序方法得出的各排序轴之间的相关系数应为 0,而第一轴和环境梯度间的相关系数应是 1;第二轴和环境梯度之间的相关系数应为 0。从表 2 中可以看出,PCA, PCOA 结果中第一轴与环境梯度的相关系数略低于其他方法,而其他方法的第一轴与环境梯度的相关系数的变化不大。第二轴与第一轴相关系数中,以及第二轴与环境梯度的相关系数的比较中我们可以看出,分段去势对应分析(DCA)结果第一轴和第二轴的相关系数为最大,达到 0.7 以上。DCA 提出的目的是为了消除排序轴之间的非线性关系,使第一轴和第二轴之间不存在任何线性和非线性关系。因 DECORANA 在消除了二次关系以后,又有了如此强的线性关系?岂不是顾此失彼?这是值得 DCA 的发明者们思索的。

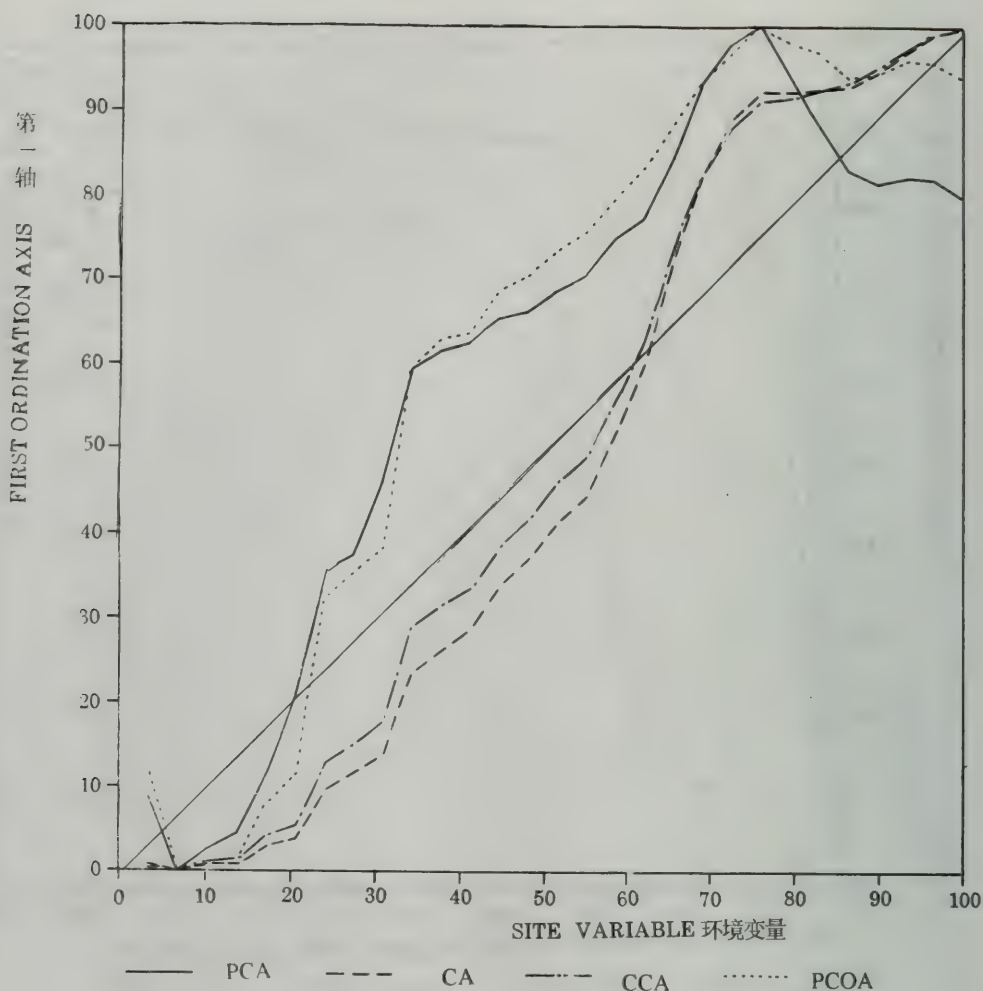


图 3 PCA, CA, CCA, PCOA 排序结果第一轴得分与环境变量之间的关系

表 2 各种方法排序轴之间、排序轴与环境梯度之间的相关系数

软件	方法	1 轴×2 轴	1 轴×环境	2 轴×环境
CANOCO	CCA	-0.326	0.984	-0.263
	DCCA	0.206	0.990	0.207
CEP	CA	-0.270	0.978	-0.164
	DCA	0.732	0.986	0.702
FUZPAK	PCOA	0.000	0.935	-0.209
	FDCA	-0.033	0.978	-0.103
MULVA-4	PCA	0.070	0.903	-0.150
	FPCA	0.000	0.970	-0.108

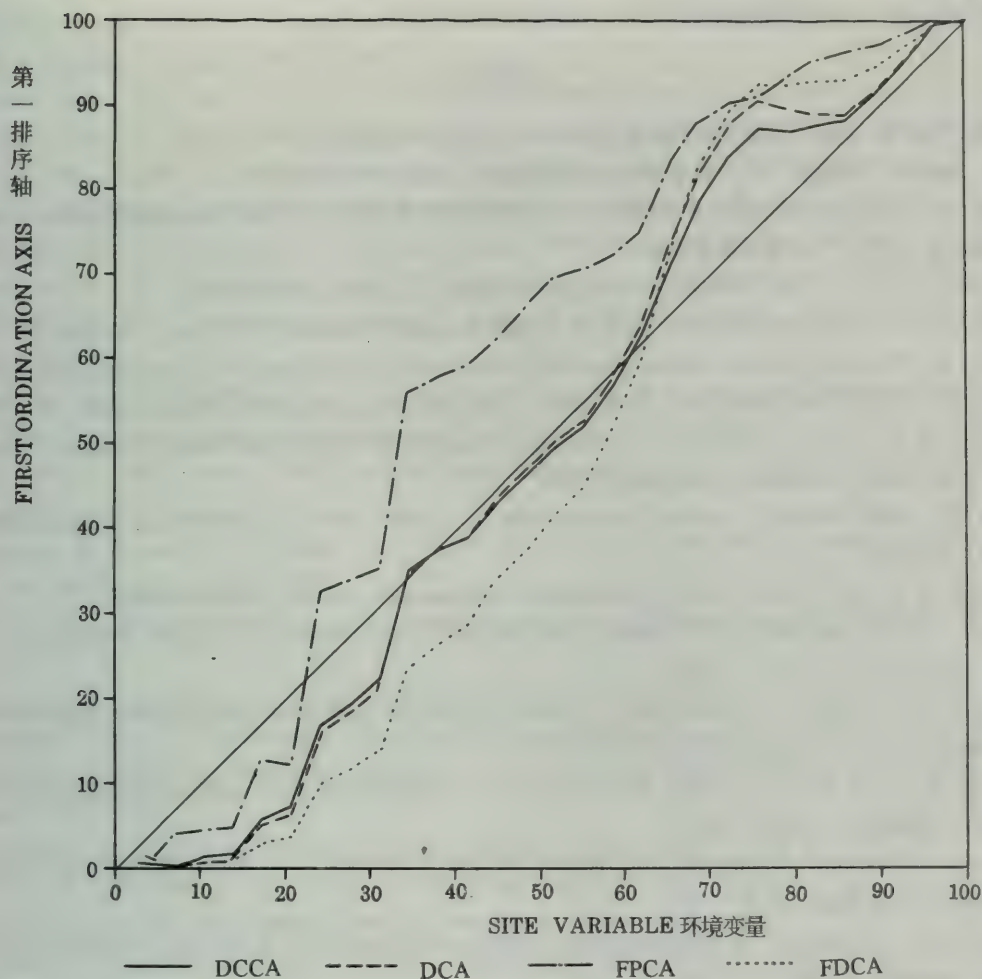


图4 DCCA, DCA, FPCA, FDCA 排序结果第一
轴得分与环境变量之间的关系

此外,上述各软件除 FUZPAK 外,均以 FORTRAN 编制,以批式(Batch)运行。部分作有菜单,但无窗口操作,且程序量较大。FUZPAK 以 TURBO C 编制,程序采用模块结构,操作以菜单和窗口结合,因此具有最好的用户界面,且程序量小,结构紧凑。

6 结语

梯度分析作为植被数量分析的主要方法之一,经历了不断的改进和完善。从线性模型到非线性模型,从单因子直接梯度分析到组合因子的间接梯度分析,再到约束直接梯度分析。全部梯度分析的目的在于发现植物群落数据中隐含的真实环境梯度和植物对环境响应的规律。

综观现有的梯度分析方法,笔者认为它们的共有的限制和不足之处是没有考虑植物之间的相互作用(空间格局仅是影响相互作用的因素之一)。笔者认为,在梯度分析中同时考虑环境对植物的作用和植物之间的相互作用,以及在限制性梯度分析中设置合理的非线性

约束将是今后一个时期内梯度分析方法研究的重点方向。

参考文献

- 阳含熙, 卢泽愚. 1983. 植物生态学数量分类方法. 北京: 科学出版社
- 钟 扬, 陈家宽, 黄德世. 1990. 数量分类的方法与程序. 北京: 科学出版社
- 高 琼. 1991. 模糊数学在植物生态学中的应用—模糊数学应用程序包. 中国科学院植被数量生态学开放实验室年报. 北京: 中国科学院植物研究所
- Anderson, A. J. B., 1971. Ordination methods in ecology. *J. Ecol.*, 59:713—726
- Austin, M. P., 1968. An ordination study of a chalk grassland community. *J. Ecol.*, 56:739—757
- Austin, M. P., 1968. On non—linear species response models in ordination. *Vegetatio*, 33(1):33—41
- Austin, M. P., Current approaches to the non—linear problem in vegetation analysis. 1979. In G. P. Patil and M. L. Rosenzweig (eds.). *Contemporary Quantitative Ecology and Related Econometrics*. Fairland: International Cooperative Publishing House
- Belbin, L., 1987. PATN Pattern Analysis Package. CSIRO Division of Wildlife and Rangelands Research, Australia
- Blackith, R. E. and Rayment. 1971. *Multivariate Porphometrics*. London: Academic Press
- Borcard, D., P. Legendre and P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation, *Ecology*, 73(3): 1045—1055
- Bradfield, G. E. and N. C. Kenkel. 1987. Nonlinear ordination using flexible shortest path adjustment of ecological distances, *Ecology*, 68(3):750—753
- Bray, J. R. and J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, 27:325—349
- Curtis, J. T. and R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie—forest border region of Wisconsin, *Ecology*, 32:476—496
- Digby, P. G. N. and R. A. Kempton. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. New York: Chapman and Hall, 49—149
- Gauch, H. G., G. B. Chase and R. H. Whittaker. 1974. Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions, *Ecology*, 55:1382—1390
- Gauch, H. G., and T. R. Wentworth. 1976. Canonical correlation analysis as an ordination technique, *Vegetatio*, 33(1): 17—22
- Gauch, H. G., R. H. Whittaker and T. R. Wentworth. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology*, 65:157—174
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. London: Cambridge University Press
- Gauch, H. G. 1987. *Cornell Ecological Programs*. Ithaca, New York: Cornell University
- Gittins, R. 1968. The application of ordination techniques. In I. H. Rorison(ed.). *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plant. Symp. Brit. Ecol. Soc.* 9:37—66
- Gittins, R. 1979. Ecological application of canonical analysis. In L. Orloci, C. R. Rao and W. M. Stiteler (eds.). *Multivariate Methods in Ecological Work*. International Cooperative, Burtonsville, MD, 309—535
- Gittins, R. 1985. *Canonical Analysis: A Review with Application in Ecology*. Berlin: Springer—Verlag
- Goodall, D. W. 1954. Objective methods for classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Aust. J. Bot.*, 2:304—324

- Goodall, D. W. and R. W. Johnson. 1982. Nonlinear ordination in several dimensions; a maximum likelihood approach. *Vegetatio*, 48:197—208
- Gower, J. C. 1967. Multivariate analysis and multidimensional geometry. *The Statistician*, 17:13—28
- Greig—Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology* (3rd ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications
- Herzer, W. J. 1981. *Unifolding of Proximity Data*. Thesis, Leiden: University of Leiden
- Herzer, W. J. 1987. Joint ordination of species and sites: the unfolding technique, In P. Legendre and L. Legendre (eds.). *Developments in Numerical Ecology*. Berlin: Springer—Verlag, 189—221
- Hill, M. O. 1973. Reciprocal averaging: An eigenvector method of ordination, *J. Ecol.*, 61:237—249
- Hill, M. O. 1974. Correspondence analysis: A neglected multivariate method, *J. Roy. Stati. Soc. Ser. C*, 23:340—354
- Hill, M. O. 1979. DECORANA — A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. *Ecology and Systematics*. New York: Cornell University
- Hill, M. O. and H. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio*, 42:47—58
- Hughes, R. E. and D. V. Lindley. 1955. Application of biometric methods to problems of classification in ecology, *Nature*, 175:816—827
- Kessel, S. and R. H. Whittaker. 1976. Comparison of three ordination techniques, *Vegetatio*, 32(1):21—29
- Legendre, P. and M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern and ecological analysis, *Vegetatio*, 80:107—138
- Mardia, K. V., J. T. Kent and J. M. Bibby. 1979. *Multivariate Analysis*, London: Academic Press
- Minchin, P., 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination, *Vegetatio*, 69:89—107
- Morrison, D. F. 1967. *Multivariate Statistical Methods*. New York: McGraw Hill
- Orloci, L. 1975. *Multivariate Analysis in Vegetation Research*. Junk, The Hague
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. New York: Wiley—Intersciences
- Pondani, J. 1980. SYNTAX III. A package of programs for data analysis in applied research, *Sankhya A*, 26:329—358
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67:1167—1179
- Ter Braak, C. J. F. 1987a. CANOCO — A FORTRAN program for community ordination by [partial] [detrended][canonical] correspondence analysis. principal component analysis and redundancy analysis, agricultural Mathematics Group, Wageningen, Netherlands
- Ter Braak, C. J. F. 1987b. The analysis of vegetation—environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69:69—77
- Ter Braak, C. J. F. 1988. A theory of gradient analysis. In *Advances in Ecological Research* 18, Academic Press Inc. 271—371
- Whittaker, R. H. 1948. *A Vegetation Analysis of the Great Smoky Mountains*, Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois
- Wildi, O. 1991. On the use of mantel's statistic and flexible shortest path adjustment in the analysis of ecological gradient (manuscripts). Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research, Birmendorf, Switzerland
- Wildi, O. and L. Orloci. 1990. *Numerical Exploration of Community Patterns*. Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing BV

第十二章 生态系统内的物种多样性对稳定性的影响

黄建辉

自从 MacArthur(1955)和 Elton(1958)分别在本世纪 50 年代提出了多样性—稳定性理论以后,对多样性—稳定性的关系一直是生态学家关注的热点。到目前为止,对于多样性和稳定性关系的研究,还没有得出定论。本文力求在综述一系列有关的观点和研究的基础上,探究形成这一局面的内在原因。同时,还讨论了功能集群、关键种和冗余种,以及其它几个最近两年非常流行的概念,并阐述了它们在生态系统稳定性研究中的作用或对生态系统稳定性的影响。

1 多样性的概念

随着对生物多样性研究的再一次兴起,人们开始重新考虑生物多样性概念的确切定义以及它在各个不同层次的结构、功能和动态过程中所起的作用。关于生物多样性的定义,目前被认为比较全面的是:生物多样性包括所有的生物及其与环境形成的生态系统和各种生态过程。多样性出现在生命系统的各个层次,包括基因、细胞、物种、种群、群落、生态系统乃至景观(马克平,1993)。但在目前,研究较多的还是物种多样性,其次是生态系统多样性和遗传多样性。有关生物多样性概念的进一步讨论以及生物多样性的量度将在本书的其他章节中作详细论述,本文不再赘述。

2 稳定性的概念

对于稳定性的定义总是基于所研究对象而言的。当一个生态系统经过扰动后,所有考察的对象都能回到扰动以前的状态,该系统才被认为是稳定的。由于许多学者对稳定性概念理解上的差异,常将一些近似稳定性的概念当作稳定性来描述,但事实上这些定义之间是有一定的区别的。因此,我们有必要加以说明。

2.1 稳定性概念的内涵

从稳定性概念的内涵来说,就有弹性、抗性、持久性和变异性。弹性(Resilience),用来描述一个稳定系统,给予一个扰动后,再回到原来平衡状态的快慢(图 1a,b);持久性(Persistence)指一个系统经扰动后,在产生变化之前所能维持的时间;抗性(Resistance)为一个系统在给予扰动后产生变化的大小(图 1c,d);变异性(Variability)系指一个系统在给予扰动后种群密度随时间变化的大小。

所有这些定义,虽有很大的相似性,但也并非完全兼容。一个紧密联结的系统,在丢失物种以后,有可能产生种类成分的变化,但总生物量的变化可能很小(King 等,1983)。对于一个抗性大的系统,其弹性势必就小。而且,这些概念在不同的情况下都可能有不同的含义(Connell,1978)。因此这些概念和层次上的复杂性,都是导致我们无法正确弄清多样性与稳定性之间的真实关系的原因。我们所罗列的这些稳定性的不同定义,并不是要对它们进行分类,因为它们之间其实是不可比的,只是想说明稳定性是有很多含义的。这些定义还有一个

特点就是很难定量化。

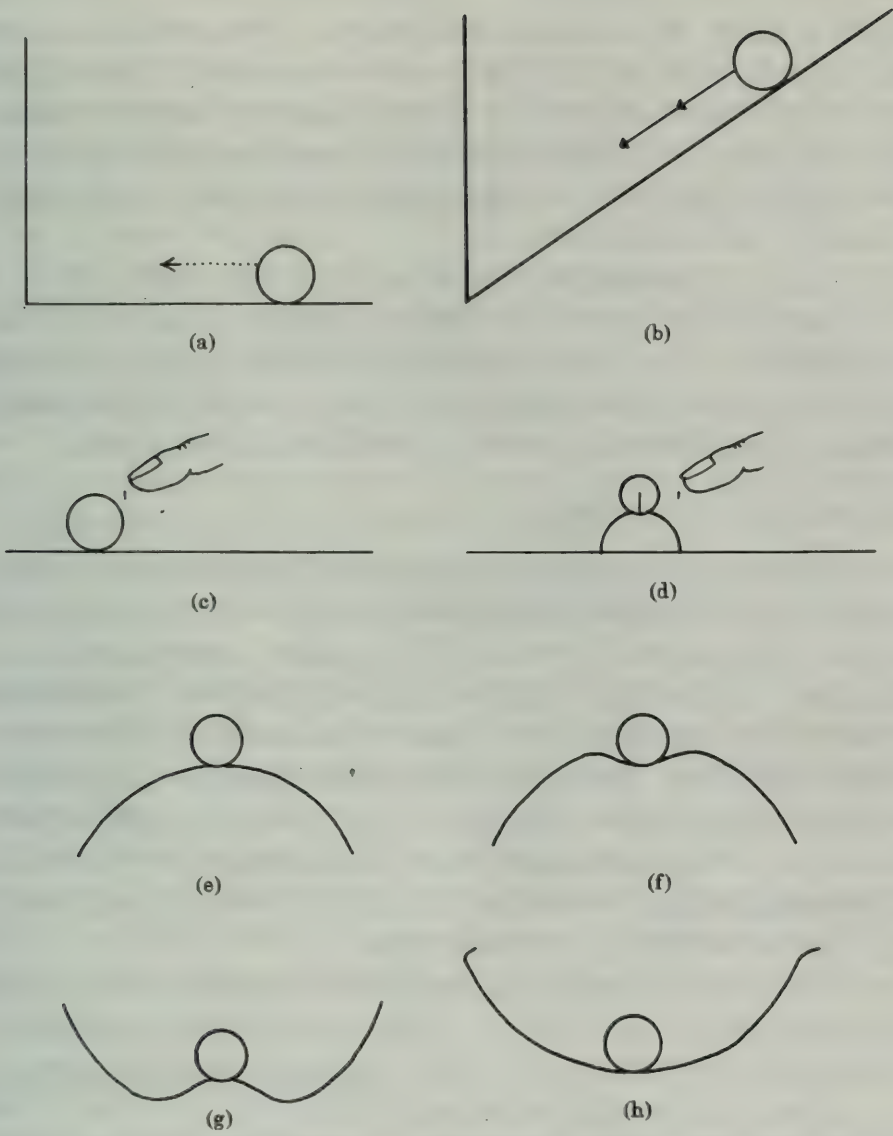


图 1 图示生态系统的几种稳定性(Begon 等, 1990)

a. 低弹性系统; b. 高弹性系统; c. 低抗性系统; d. 高抗性系统; e. 低局域稳定、低全局稳定系统; f. 高局域稳定、低全局稳定系统; g. 低局域稳定、高全局稳定系统; h. 高局域稳定、高全局稳定系统

2.2 稳定性概念的外延

从稳定性概念的外延来说,有局域稳定性、全局稳定性、相对稳定性和结构稳定性。

局域稳定性(Local stability) , 亦被称为邻近稳定性(Neighbourhood stability), 系统受小的扰动后, 能回到原来的平衡点, 受到大的扰动后, 系统无法回到原来的平衡点, 则称该平衡点的稳定为局部稳定; 全局稳定性(Global stability), 系统受到大的扰动后, 远离平

衡点,但仍能回到原来的平衡点,称该平衡点的稳定为全局稳定(图 1e,f,g,h);相对稳定性(Relative stability)是指系统的稳定程度,经常地被描述为构建模型的取值范围,因而是一个量的概念。相对而言,邻近稳定和全局稳定是绝对稳定,因而是质的概念;结构稳定性(Structure stability),也称参数的非灵敏性(Parameter insensitivity),是系统与扰动之间的关系在参数空间的反映(Waide 等,1975)。在系统的状态方程里,参数的变化(扰动),通过转移矩阵的传递,使得这种变化在解空间里反映出来。如果方程的数学解在解空间的变化很小,几乎可以忽略,那么我们可以认为,该系统的转移矩阵的性能较好,这种稳定被称为结构稳定(Lewontin, 1969; Begon, 1990)。

除了以上两点外,还需要说明的是,我们所讨论的稳定性是针对研究对象(如一个群落或一个生态系统等)的一方面特征而言的,如种类成分、种群密度,还是生产力以及其它各功能过程上的稳定性。从以前的大量研究来看,对种类成分和种群密度的稳定性的研究较多,这主要是受技术的限制和研究的可操作性的影响。这也是为什么使人很容易联想到生态系统内种类成分的多样性与其稳定性之间究竟有一种什么样的内在联系的原因。

3 50 年代 MacArthur 和 Elton 的假说

MacArthur 于 1955 年首次提出了群落的物种多样性与稳定性之间的相关关系。他在做群落学研究时发现一些群落的物种多度保持恒定,而在另一些群落中则表现出有很大的变化,他把前者称为稳定的群落,而把后者称为不稳定的群落。群落的稳定性基本上取决于两个方面的因素,一是物种的多少,二是物种间相互作用的大小。对于一个物种较少的群落,物种间的相互作用对于该群落的稳定性可以起到一定的弥补作用,但这种作用是有限的。这可以极地生长的群落为例。而对于一个物种较多的群落,即使物种间的相互作用极其专一(即物种间的相互作用相对较小)时,群落也能保持稳定。这种情形可以热带群落为例。因此,MacArthur 认为,一个群落内所含物种的多少对它的稳定性所起的作用是基本的,而物种间的相互作用或联结则只起到一个补充的作用。他还定义了一个计算群落稳定性的公式,但该公式在现在看来是那样的粗放,几乎没有什么意义。

几乎在同时,英国著名动物学家 Elton (1958)根据他对物种侵入的研究,也提出了与 MacArthur 相类似的假说。Elton 认为对于一个相对较简单的植物或动物群落,易于受毁灭性的种群波动的影响,因而抵御外来种侵入的能力较弱。为证明他的假说,他提出了六条证据。第一,描述种群动态的简单的数学模型本身是不稳定的;第二,在实验条件下,物种组成简单的群落要比组成复杂的群落易于灭绝,同时,为使捕食者和猎物能够共存,需要一定的复杂生境;第三,小的岛屿比大陆地区更容易受到外来种的侵入;第四,在物种组成简单的农田生态系统中(特别是由单一作物构成的群落),外来种的侵入和某一种群的快速繁殖更加常见;第五,与温带和亚极地的群落相比,高度多样的热带群落的稳定性受种群密度波动的影响较小;第六,为控制害虫而大量使用的农药大大地简化了群落结构,由于某些捕食者种群的失去,导致了处于抑制状态种群的过量繁殖。这种情形在农田和果园等人工群落里常常出现。Elton 的这一思想早在他出版的《动物生态学》一书中就有所体现(Elton, 1927)。

• 在 MacArthur 和 Elton 之间,尽管提法有很大的不同,但可以说是异曲同工。MacArthur 的稳定性是指一个群落内种类组成和种群大小保持不变;而 Elton 的稳定性是指一个群落难于受外来种的侵入,其结果也是种类组成和种群大小维持恒定。

4 70 年代的挑战

MacArthur 和 Elton 的多样性—稳定性假说提出后,到 70 年代中期,一直被奉为生态学上最有影响的信条(McNaughton,1988),甚至被称为“核心准则”。Margalef(1968)还发现 MacArthur 的假说在生态系统的研究中有更加广泛的应用,并对该假说作了进一步的阐述。1969 年还在美国的 Brookhaven 专门举行了有关物种多样性同生态系统稳定性之间关系的研讨会。事实上,生态系统是一个开放系统(Bertalanffy,1950),因而具备了系统的一般特征。1970 年,Gardner 等学者提出,对于一个百分之百联结的系统(系统中每一个种与其它种都有一定的相互作用),每增加一个种,不稳定的可能性将增加 2^{n-1} 。当然,对于一个生命系统,联结是不可能达到百分之百的。一个多物种的系统,其稳定性将取决于系统内物种间的联结作用。但联结作用对系统稳定性的影响也是有限度的。当一个系统的物种数等于 10 时,如果系统内物种联结超过 13%,系统立即从稳定变为不稳定。May(1974)进一步强调了 Gardner 等人的结论,并论述了物种数(S)、种间联结(C)以及作用强度(β)对系统由稳定状态变为不稳定状态的过程中所起的作用(式 1)。满足该不等式的系统被认为是稳定的系统。事实上,系统中物种作用强度 β 是很难得到的,因而通常假定 β 是一常量,即不随物种数 S 改变。同年,他把他的观点扩展成了“Stability and Complexity in Model Ecosystems”(May,1974)一书。不仅从理论上详细地描述了在多物种模型中,系统复杂性和稳

$$\beta (SC)^{1/2} < 1 \quad \text{式 1}$$

定性之间的关系,他还将控制论中的稳定性的分析方法应用到了生命系统,为生态学研究提供了一个新的手段。May 认为,作为数学上的一个常识,复杂性的增加,将不可避免地削弱系统的稳定性。而在一个没有模式系统的自然界,种群稳定性不可能绝对与营养水平的复杂性以及植物和动物的多样性有关。因此,Elton 的 6 条论据是经不起进一步推敲的。一个自然的生态系统,实际上是很长时间的共同进化的产物,因此总可以找到一些并非典型的例子来支持 MacArthur 和 Elton 这样的假说。但不管 May 的数学逻辑和理论推导多么严密,他的理论的最大缺陷是没有考虑真实生态系统的调节机制。这方面的理论研究,在 70 年代至 80 年代初,可以说是风靡一时(McNaughton,1974;Roberts,1974,1980;Hastings,1982;Cohen,1985)。

5 多样性—稳定性关系与食物网理论

从营养的角度来阐述多样性和稳定性之间的关系,当时被认为是一条极为可行的途径。事实上,无论是 MacArthur(1955),还是 May(1972)都曾经从营养的角度提出过一些观点,只是未能作深入的研究。MacArthur 认为,如果系统中物种取得营养的途径越多,则系统越稳定。而 May 认为,对于一个群落,如果其平均种间相互作用强度和种间联结保持不变,则以群落内物种分成若干组从而形成分隔(Block)结构时,群落的稳定程度最高。

这里,这些所谓的分隔同 Korner(1993)的功能群很相似,因此我们有必要引进这个概念。所谓功能群实际上是将一个生态系统内一些具有相似特征的,或行为上表现出相似特征的物种尽可能地归类,类似这样的生态学组合就称为功能群(Functional groups),也称为适应性症候群(Adaptative syndromes)。这里所提到的分类等级并没有任何特殊的含义,而是完全根据研究的需要确定划分的原则,因而具有随意性。功能群概念的提出使我们对生态

系统特征的理解,在一定程度上变得更加容易。生态学家之所以提出功能群的概念,主要是因为他们并不满足分类学家们所提出的植物的那种系统分类(Phylogenetic classification),因为它们没有完全反映出植物明显的生态学功能(Solbrig,1993)。功能群原始的概念可能是物种的组合(Species grouping),是由 Whittaker 提出的,但当时他只是着眼于不同的植物具有相似的分布区(Whittaker,1956)。事实上,任何一级组织水平,只要组成成分具有一系列共有的结构或(和)过程特征都可作为一个功能群来处理(Korner,1993)。因而在理论上,这些功能群可以是无限的。对于一个复杂的生态系统,最简单、最形象地可以分成三个功能群,即初级生产者(植物和一些微生物)、消费者(动物和一些微生物)和分解者。它们分别在全球生态系统和生物圈的功能和维持中起重要的作用(Meyer,1993)。植物所含的物质,由 CO_2 在太阳能的参与下合成,通过动物消化,两者又通过微生物的矿化作用,使 CO_2 重新进入循环。因此,异养微生物的主要作用就是在全局碳循环过程中起到了分解植物和动物生物量的作用。当然,在各个功能群中还完全可以根据需要,分成几个亚功能群。70 年代,在应用营养元素循环来分析生态系统稳定性的研究中,曾经流行一时的分室化法,实际上也是基于生态系统中的物种可以置于不同的功能群的原理上的(Bormann 等,1967;Child 等,1972;Likens 等,1972;Waide 等,1974;Waide,1975;Shugart 等,1976)。将生态系统中的各物种分成不同的功能群有几个优点:一是简化了复杂的生态系统(Richardson 等,1993;Chapin III 等,1992);二是弱化各个物种的个别作用,从而更加强调了物种的集体作用,即将物种从物种水平提高到生态系统水平。

功能群是在进行食物网特别是在地下食物网研究时经常用到的分类单位。食物网包含了系统中的所有物种和它们之间的联结作用。因此,有关多样性—稳定性之间关系的各种假说都可以放在食物网中进行讨论。食物网的复杂性是与系统的物种多样性有关的(Paine,1966)。May 的分隔结构模型使他的假说与 MacArthur 的假说产生了一定的联系。通过对地下食物网的研究,Moore 等(1988)发现,群落里分别存在着时间分室(Temporal compartmentation)和生境分室(Habitat compartmentation),因此,群落是高度分隔化的。另外的一些研究也证明,群落确实存在着相互耦合的亚系统,而且它们的数量会随着物种多样性的增加而增加(Yodzis,1980;Root,1973)。McNaughton(1974)认为群落中的物种可能按照资源关系而被分配至不同的分室里,而在这些分室里,物种间的作用强度会随着多样性的增加而降低。根据 May(1972)的论点,当群落中物种形成分隔结构时,即使在高度多样的群落里,稳定性的条件将会有一定程度的放宽。Yodzis(1980)还发现没有分隔的食物网随着种类多样性的增加而变得更加脆弱,这就从反面证实了生态系统的分隔理论。然而,尽管食物网理论将多样性—稳定性关系的理论研究向前推进了一步,既考虑到了物种的数量,也同时考虑到了它们间的相互作用,但 Hastings(1988)认为食物网理论对弄清自然界中的稳定性问题并不是一个恰当的方法,更加确切地说,种间联结对于讨论稳定性这一类问题还不够深入。Stenseth(1988)还提出了一种最佳食物选择理论,指出 Pimm 的生态稳定性需要有进化稳定性的解释来补充。

6 物种丢失稳定性(Species deletion stability)

所谓物种丢失稳定性是指当一个局域稳定的系统在丢失一个物种后,仍能维持原来的稳定状态(Pimm,1979)。物种丢失稳定性的精确定义可用式 2 表示。

$$S = \sum_{i=1}^n r_i p_i \quad \text{式 2}$$

式中, n 是一个生态系统中的物种数, r_i 是第 i 个物种的加权系数, 当第 i 个物种丢失时, $r_i = 1$; p_i 是当第 i 个物种丢失后, 没有进一步物种丢失的可能性 ($p_i \leq 1$); S 为系统的稳定值。利用 Lotka-Volterra 方程可以模拟一个生态系统的物种丢失稳定性, 如下式:

$$\dot{X}_i = X_i (b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j), \quad i = 1, n \quad \text{式 3}$$

式中, 若 $b_i > 0$, 表示处于生态系统食物网底部的物种随着顶层捕食者物种的丢失而增加;

若 $b_i < 0$, 表示捕食者因食物来源的丢失而趋于死亡;

若 $a_{ij} < 0$, 表示是处于系统基部的物种;

若 $a_{ij} = 0$, 表示处于系统基部以外的物种。

如果式 3 中的 $X_i = 0$, 即一个生态系统中的密度都保持恒定, 我们就得到了一个特例:

$$X^* = A^{-1}(-B) \quad \text{式 4}$$

根据系统的稳定理论, 如果该生态系统是局域稳定的, 那么要求 M ($M = AX^*$) 的特征根值都小于零。因此, 当一个物种从一个系统中丢失以后, 可以通过观察 M 的特征根值的变化, 定量地描述系统是否继续保持稳定状态。通过用随机数据模拟, 结果显示复杂性的增加并不完全导致系统的物种丢失稳定性。所谓“不完全”是指 MacArthur (1955) 的结论强烈地受其它因素的影响。对于图 2 中的生态系统 a, 其结果显示在图 3 中; 而对于生态系统 b, 其结果显示在图 4 中。从这几个图可以看出, 只有图 2 的食物网底层物种丢失的情形, 才符合 MacArthur 的结论。图 4 的情形则反过来说明了竞争在某种程度上导致物种多样性的增加。

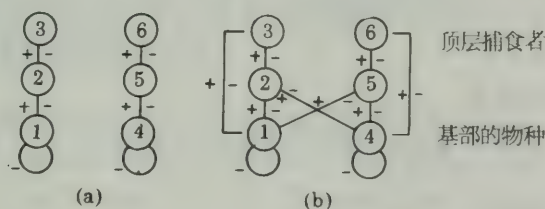


图 2 两个食物网模型 (Pimm, 1979)

物种丢失对生态系统的影响及其程度还将取决于丢失的物种在生态系统中所起的作用。这里, 我们要引进另外两个概念, 即关键种和冗余种。

有关生态系统内各物种在该系统所起的作用, 目前有两种比较典型的假说, 一种是“铆钉假说”, 另一种则是“冗余种假说”。“铆钉假说”将生态系统中的物种比作一架飞机上的铆钉, 在一个生态系统崩溃以前, 能容许有多少物种丢失。铆钉假说认为生态系统中的各物种的作用是相同的, 没有主次之分。“冗余种假说”则认为物种丰富度对一个生态系统并不重要, 而只不过与初级生产者、消费者和分解者生物量的维持有关。假如这一点能得到满足的话, 一个生态系统乃至整个生命支撑系统—地球中的各功能过程只需要几个物种就能很好地完成了。这两种假说, 后者更为合理。一个生态系统中的物种在该系统所起的作用显然

不同,有主次之分。

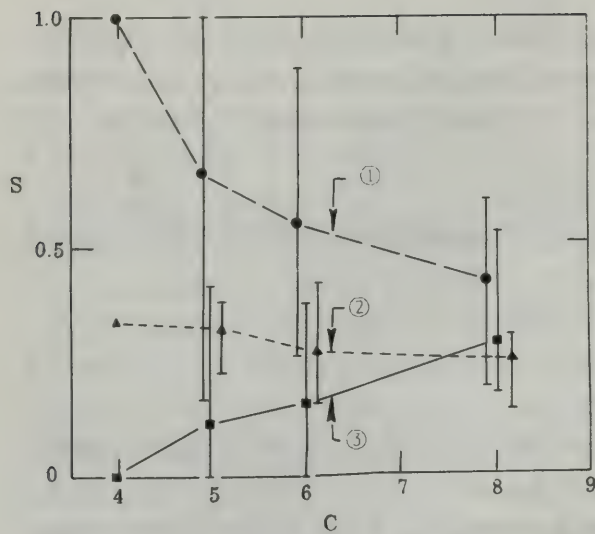


图 3 物种丢失稳定性(S)
与复杂性(C)的关系(1)(Pimm, 1979)

- ①只丢失捕食者;②既丢失捕食者又丢失基础物种;
③只丢失处于系统基部的物种。

与它们在生态系统中所担负的角色无关。总之,一个生态系统的复杂性完全依赖于这些物种,而这些物种本身也有可能是珍稀的。

与关键种相对的一个概念是冗余种的概念。所谓冗余种简单来说就是指生态系统非必需的物种。根据这个定义,与关键种相反,一个生态系统内冗余种的丢失将不会引起生态系统内其它物种的丢失以及生态系统功能过程的变化。这些功能过程具体来说,可以分成下面5个方面(Lawton 等,1993):

- ①重大生物地球化学循环过程;
- ②关键的生态系统过程如第一性生产、初级消费和第二性生产;
- ③食物网结构;
- ④生态系统的稳定性和弹性;
- ⑤群落的演替及其它有关过程。

尽管我们能给出冗余种很明确的定义,但要对它进行进一步的研究,确属不易。尽管已经有证据表明生态系统中物种的冗余可能是与不同的尺度、过程或立地有关的,但我们无法弄清什么时候和为什么出现这样而不是那样的一种情形。从生态学角度来看,一个生态系统中物种的作用是显著不同的。考虑两个极端,一种是起限定作用的,被形象地称为“司机”,而在另一个极端是那些被称为“乘客”的物种。若弃掉前者,将导致生态系统的灾变;而丢失后者则对生态系统的影响很小。正如前文所述,我们可以把前者称为关键种。那么,对于一个生态系统,到底允许有多大程度的冗余,即一个生态系统中到底有多少物种的丢失,使该系统的稳定性和其它功能过程产生不可逆的变化。这就牵涉到了生态学的一个核心问题,即生态系统的结构与功能之间的关系问题。

Bond(1993)指出目前受到保护的基本上是那些珍稀的、特有的、吸引人的或有重要经济意义的种。但是,除了这些物种以外,另一类物种也应该得到保护,因为那些物种对其它物种的维持有很大的作用。这种作用与它们种群的大小无关,而只与它们的存在与否有关。这些物种现在被称为关键种(Keystone species),它们在一个生态系统中所起的作用被称为灭绝决定性的(Deterministic extinctions)。这些物种的消失,往往会间接引起许多其它物种的丢失。

关键种概念首先是由 Paine(1966)提出的。之后,他又指出,关键种的生活习性和多度将决定一个群落或生态系统的完整性(Paine,1969)。关键种在生态系统中所起的作用与其种群大小无关,也

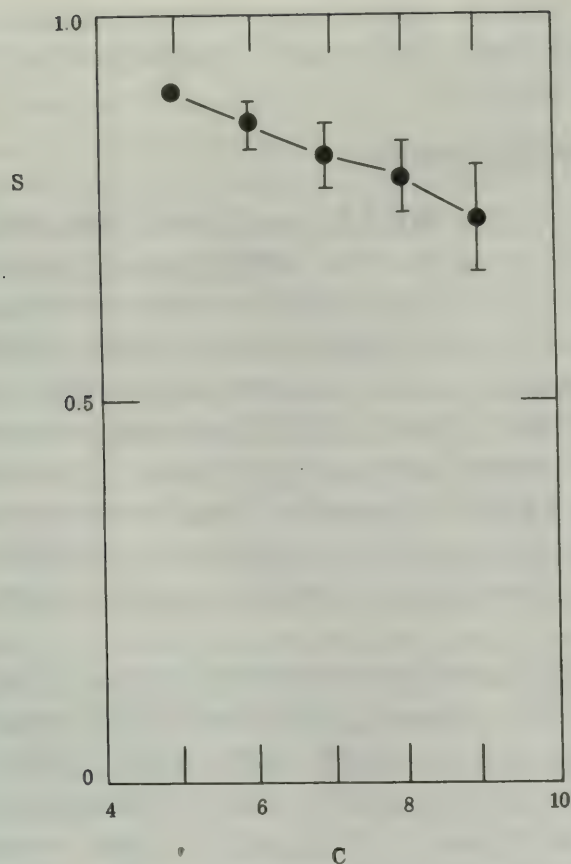


图 4 物种丢失稳定性(S)与复杂性(C)的关系(2)(Pimm, 1979)

7 物种迁移对生态系统稳定性的影响

根据推测,伴随着物种的迁入和迁出,全球变化将导致一种类型的群落向另一种群落的转化。Perry 等(1990)的研究指出,一个物种的迁移能否获得成功取决于具体的情况。一种情形是目的地即将消失的植物支持的地下生物群落能够满足迁移种的要求,并且在迁入种和迁出种之间有足够的交叉时间,以使地下生物群落保持稳定,这样才能形成一种平稳的过渡;另一种情形则是迁入种和迁出种之间的重叠不足以维持地下生物群落的稳定,非固氮植物就会占据整个立地,土壤不能保持最低水平的有机体、营养和有效结构。维持地下固氮生物群落的植物未能占据立地的时间越长,则越难进入立地,这样就形成一种不良的正反馈。第二种情形通常简单地描述为植物—土壤之间联结被打断,导致生态系统稳定性的破坏。植物—土壤之间的联结还可以形象地描述为自养型植物群落与异养型微生物群落两个功能集群之间的相互作用。在微生物群落中,固氮菌是具有显著意义的。它可以分为两类,一类是外生菌根,另一类则是泡囊状—丛枝状菌根。这两类菌根的寄主是不尽相同的。

物种迁移的成功与否将完全取决于迁入种与原植物之间的关系,有可能产生强烈的竞争,也有可能和平共处,但这两种情形都将有利于缓冲和稳定地下生物群落免受气候波动

和自然界不可避免干扰的影响。这将使生态系统保持一种表面的稳定状态。但是,需要多大程度的重叠?土壤退化的时间结构是怎样的?什么样的植物能稳定什么样的土壤?诸如此类的问题都需要进一步研究。

8 物种侵入对生态系统稳定性的影响

与植物迁移相比,物种侵入则更为常见。人类活动经常有意无意地将一些物种从一个地方带到另一个地方(D'Antonio 等,1992)。这些物种的侵入往往会导致一些本地物种的灭绝(世界资源研究所等,1992)。对生态系统稳定性的影响小至种类成分的变化,功能过程的变化,大至整个生态系统的崩溃,且这些变化通常是不可逆的。在可能受到影响的功能过程之中,包括最重要的能量流动、物质和水文循环等一系列重要过程(Vitousek,1990)。

与种群和群落类型相比,物种侵入对生态系统各功能过程的影响更为重要,因为这明确地给出了一个单一的物种控制了整个生态系统过程的例子。侵入物种通过改变环境条件和资源的可利用性而对本地物种产生致命的影响。另外,当侵入改变了大范围的生态系统过程时,造成的影响还会波及到全球变化的其它方面(如气候、大气成分以及土地利用等)。对于草原生态系统,侵入的影响除了以上这些方面以外,还可能显著地改变火发生的容易程度及其节律。

关于物种侵入引起生态系统内种类成分大的变化的例子,可以说是举不胜举。从最近两年发表的文献,就可以略见一斑。80年代,维多利亚湖引进了一种叫尼罗河河鲈的鱼。在短短十年的时间里,已经有差不多200种脊椎动物消失了。但它的影响远不止于此。伴随着一种叫单色太阳鱼种群数量的减小,一种对虾(*Atyid prawn*)大大地增加了。引起了整个食物网的变化(Goldschmidt 等,1993)。英国大部分地区由于受到了一种来自美洲的灰色松鼠的影响,使得一种本地的红色松鼠的分布区急剧地缩小了(Usher 等,1992)。紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)开始通过运输由东南亚进入云南的部分地区,但据调查,现在已经扩展到了长江沿岸地区。由于它的出现,使得一些本地分布种的分布区大大地缩小了。水花生(*Alternanthera philoxeroides*)原来是作为一种猪饲料引进我国的部分地区,但现在已经成了一种杂草到处蔓延,对农作物(主要是水稻)的产量影响极大。

虽然,不是所有引进的物种都会产生如此剧烈的影响,但我们还是应该尽量避免一些物种的引进,或至少在引进物种的过程中保持一种审慎的态度。在这一方面,新西兰有过一个成功的例子。1987年,新西兰准备引进一种海峡狼鱼(Channel catfish)作为养殖鱼种。但为了慎重起见,新西兰政府专门成立了一个调查团,详细评价了那种狼鱼的生物学特性、对人类的价值、可能携带的疾病、其它地区引进的历史以及对新西兰的生物区系产生什么样的影响。经过上述工作得出结论,该鱼的引进会对新西兰的水生生态系统产生大的不良影响(Townsend 等,1992),因而放弃了这个计划。

9 多样性—稳定性理论的实验验证

生态学家往往可以根据他们的研究方法和所使用的技术分成经验的和理论的两大阵营(McNaughton,1988)。因此,围绕多样性—稳定性关系的争论,事实上成了理论生态学和经验生态学之间的一次较量(King 等,1983)。尽管争论很多,但试图结合具体野外工作探讨生态系统稳定性与多样性之间的关系的则不多。

早期关于这方面的实验研究由于技术上的原因,只能用一些小型动物或细菌作为材料(如原生动物,螨类,水蚤以及甲虫等)(Elton,1958)。最早这方面的实验可以追溯到1934年,由俄罗斯生态学家 Gause 所进行的一个两种草履虫[大草履虫(*Paramecium caudatum*)和双小核草履虫(*P. aurelia*)]种群动态的实验(Elton,1958)。结果发现该系统的两个种群波动很大,且常引起其中一个种,甚至两个种的同时灭绝。虽然该实验对于说明多样性—稳定性之间的关系具有很大的价值,但还是因为在装置上的技术困难而使得人们不得不放弃。为验证高度的物种多样性导致更大的稳定性这一假说,Hairston 及其同事(1968)利用细菌和原生动物作了一系列的实验,发现其中有一个等级的稳定性会随着另一个等级多样性的增加而增加,但同时又随着该等级种数的增加反而减小。Lawler 等(1993)利用细菌和一种单细胞生物(Protist)进行了食物网的实验,结果发现,种群的波动和灭绝随着食物链长度的增加而增加(May 的理论),但同时还发现具有较多营养途径的种群更能承受种群的波动的影响(MacArthur 的理论)。Paine(1974)通过对美国西海岸潮间带生态系统的研究,得出关于捕食者在维持系统稳定性和物种多样性方面的作用。Allen 和 Coleman(1989)通过在人工“小宇宙”中模拟地下食物网中不同营养级水平的生物种类和数量,研究了生态系统中物种多样性和稳定性之间的关系。他们认为,群落复杂性和稳定性的关系是由于生物在生态系统中的营养需求所决定的。Luckingbill(1979)的研究指出,营养水平对小型群落的稳定性是至关重要的。稳定系统的猎物种群受食物(实验中用细菌),而不是捕食者种群的调节,猎物种类多样性的增加会使群落产生不稳定,并最终导致系统的崩溃。

一些西方学者也曾对高等生物群落进行过一系列的实验。Hurd 等(1971)的实验指出由植物、草食动物和肉食动物构成的三级食物网,在植物或草食动物营养级上多样性的增加,都会导致更高一级营养级的不稳定。McNaughton(1977)对坦桑尼亚草地的研究认为,Elton 和 MacArthur 的假说在初级生产者的水平是准确的。针对 May 的结论,他认为,作为自然科学的一部分,模型只有通过真实的系统验证,并确实有所描述的特点以后,才能被认为是准确的。植物群落的多样性—稳定性资料表明,那些传统的描述模型要比现在的更加严密的数学模型在应用上好得多。当然,这是他在那时得出的结论。Frank 等(1991)在对黄石公园草地的实验指出,植物群落种类成分稳定性随多样性增加而增加,对于干旱引起的种类成分变化的抗性也与植物群落的多样性成正比。以前的实验[指 Hurd(1971),McNaughton(1977)]只包括了两个多样性不同的群落,但 Frank 等的实验包括了八个不同类型的群落。另外还有一个不同点是,他们还考察了不同扰动的影响。既然植物对施肥、放牧和干旱有明显不同的响应,因而对不同种类的扰动,群落的反应也是不同的。Connell(1978)做过关于热带森林和珊瑚礁生态系统稳定性和物种多样性的研究,他认为,中度干扰(Intermediate disturbance)是引起物种多样性的主要原因。

我们并不怀疑他们在实验中所得到的结果,但这么复杂的结果使得我们很难归纳,因而也更难推广到更多物种、更多营养级的系统。因此,到目前为止,我们从实验生态学研究那里得到的启发或结论还是很有限的。多样性与稳定性之间是否确有某种关系,还需要更多的实验或观测方面的工作予以证实(Hairston,1968)。

从这件事情的另一个方面,我们还可以看到,理论学家和经验论者之间需要很好的沟通。但事实上,经验论者只偶尔地限制一下理论学家的想象力。经验论者对理论学家的需要会更少,理由是以前他们也没有使用过什么模型,照样成果累累(Kareiva,1989)。然而,当今

的人们已越来越清楚地认识到,模型对于实验研究的重要性。如果我们能够将这两者很好地结合起来,会有助于我们对这个问题的理解。

10 结语

我们目前对多样性—稳定性之间关系的认识与真实情况还有多大的距离,这恐怕谁都无法说清。现在仍在不断地提出假说、推论,然后又不断地否定或修正。但是,有一点是肯定的,那就是随着现代科学技术不断地向前发展,我们对多样性和稳定性之间关系的认识定会不断地深入。但就目前的认识来说,我们可以得到如下的结论:

(1)Elton 和 MacArthur 的假说过于粗糙,他们所提出的证据几乎得不出任何有意义的结论(Goodman,1975);而 May 的理论推导过于依赖于数学方法,由于他所使用的系统都是人工模拟的,因而与实际相差甚远。另外,由于受所使用的控制论稳定性分析手段的技术限制,只能模拟一些简单的几个物种的系统,而自然界再简单的生态系统又何止几个物种。

(2)自然界的生态系统从极地到赤道,从海洋到陆地,从平原到高山,其类型可以说是千变万化,因而很难总结出一条共同的规律。现代科学技术给我们带来的只有手段的更新,而不会是放之四海而皆准的真理,这是生态学和数学、物理、化学等学科之间的显著区别。

(3)对生态系统或群落的稳定性的定义无论从内含,还是从外延来说,都是不够全面的。鉴于此,Pimm(1982,1984)指出,形成多样性—稳定性关系的两种相互对立的假说的原因在于多样性、复杂性和稳定性在生态学上有许多不同的定义。Elton 的种群密度的恒定性和 MacArthur 的生态过程的恒定性(均衡性)是稳定性的两个主要的方面。群落稳定性最原始的概念是指群落受到干扰后,种群密度回到平衡点的条件[May,1979,据 Pimm(1979)]。生态系统中任一物种几乎都能抵御一定水平的生物或非生物因子的扰动,许多研究就认为在一些小的扰动下,种群密度能自动回到平衡点的情形称为稳定,但确切地说,应称为持续性,这实际上是一种局部稳定,而不是全局稳定。事实上,当不同的作者谈及稳定时,往往会应用一些看来相似,但有区别的概念,因而常常引起混淆。事实上,局部稳定的系统,并不一定是全局稳定;反过来,全局稳定的系统,其组成的亚系统并不一定要稳定。另外,由于相比较的内容不同,即两种系统的比较(现实的和理想的与现实的和现实的),得出的结果当然不可能相同(King 等,1983)。

(4)由于长时间的争论,人们开始对其必要性产生了怀疑,甚至对稳定性的研究也发生了动摇(Hastings,1988),认为生态系统的稳定性是一个不适合研究的问题。也有人认为,多样性和稳定性两者之间的关系有可能都依赖于生态系统更为基本的特征(Margalef,1975)。但多数还是认为在群落或生态系统的多样性和稳定性之间并没有简单的联系。由于群落或生态系统的结构复杂性决定了物种多样性的复杂性,以及稳定性含义的复杂性,因而其结论的复杂性也在意料之中。事实上,May 的结论并没有完全否定 MacArthur 和 Elton 的假说。根据他的公式,当 S 增大时,如果种间联结 C 自然变小,这时的群落或生态系统是有可能保持稳定或更加稳定的状态(Yodzis,1981;Begon 等,1990)。因此,当群落或生态系统内物种数量增加时,对稳定性的影响要根据具体情况来定。按照 Pimm(1984)的理论,对于一个有更多物种的群落,第一,要使得群落更加稳定,就需要物种间的联结变得更小;第二,群落内种群的弹性将变得更小;第三,当一个物种丢失以后,群落内种类成分和生物量有较大的变化;第四,一个物种丢失后的状态将保持更长的时间。而对于一种间作用较多的群落,第

一,要使群落保持稳定,就必须包含较少的物种;第二,当一个物种丢失以后,其它物种丢失的可能性较大;第三,群落中种群的弹性较大;第四,群落的种类成分能保持较长时间稳定;第五,当一个物种丢失以后,生物量则很难恢复。

(5)功能群、关键种、冗余种等一些概念的产生和应用,对生态系统的种类多样性和稳定性之间关系的研究带来新的希望,但有些问题需要先行解决:第一,需要进一步了解生物多样性,尤其是种类成分的多样性与生态系统各功能过程之间的联系。第二,需要进一步研究关键种和冗余种的确切定义,并能给出定量的计算公式。第三,进行不同的时空尺度的嵌套研究(从立地到区域,从日变化到年变化、世纪变化)。研究主要包括不同尺度的生物多样性变化(如生境片段化,物种侵入等)。这些研究将提供我们考察生物多样性对生态系统各层次功能过程的作用的机会。通过增加或减少物种或功能群来鉴别对生态系统过程(如生产力和营养物质的循环)产生突然变化的分类群。

参 考 文 献

- 马克平. 1993. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1(1): 22—24
- 世界资源研究所(WRI)等. 1992. 中科院生物多样性委员会译. 1993. 全球生物多样性策略. 北京: 中国标准出版社
- Allen—Morley, C. R. and Coleman, D. C. 1989. Resilience of soil biota in various food webs to freezing perturbation. *Ecology*, 70: 1127—1141
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, (2nd ed.). Boston: Blackwell Scientific Publications, 616—644
- Bertalanffy, L. 1950. The theory of open systems in physics and biology. *Science*, 111: 23—29
- Bond, W. J. 1993. Keystone species. In Schulze, E.—D. and Mooney, H. A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer—Verlag, 237—253
- Bormann, F. H. and Likens, G. E. 1967. Nutrient cycling. *Science*, 155: 424—429
- Chapin III, F. S., Schulze, E.—D. and Mooney, H. A. 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *TREE*, 7: 107—108
- Child, G. I. and Shugart, H. H. Jr. 1972. Frequency response analysis of Magnesium cycling in a tropical forest ecosystem. In Patten, B. C. (ed.). *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. 2. New York: Academic Press, 103—135
- Cohen, J. E. and Newman, C. M. 1985. When will a large complex system be stable. *J. Theor. Biol.*, 113: 153—156
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302—1310
- D'Antonio, C. M. and Vitousek, P. M. 1992. Biological invasion by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 63—87
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Chapman and Hall, 143—153
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. New York: The MacMillan Company
- Frank, D. A. and McNaughton, S. J. 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos*, 62: 360—362
- Gardner, M. R. and Ashby, W. R. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228: 784

- Goldschmidt, T., Witte, F. and Wanink, J. 1993. Cascading effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology*, 7: 686–700
- Goodman, D. 1975. The theory of diversity—stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 50: 237–266
- Hairston, N. G. et al. 1968. The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria. *Ecology*, 49: 1091–1101
- Hastings, A. 1988. Food web theory and stability. *Ecology*, 69: 1665–1668
- Hastings, H. M. 1982. The May–Wigner stability theorem. *J. Theor. Biol.*, 97: 155–166
- Hurd, L. E. et al. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, 173: 1134–1136
- Kareiva, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. In Roughgarden, J., May, R. M. and Levin, S. A. (eds.). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton: Princeton University Press, 68–88
- King, A. W. and Pimm, S. L. 1983. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. *American Naturalist*, 122: 229–239
- Korner, Ch. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In Schulze, E–D and Mooney, H. A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer–Verlag, 117–140
- Lawler, S. P. and Morin, P. J. 1993. Food web architecture and population dynamics in laboratory microcosms of protists. *American Naturalist*, 141: 675–686
- Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1993. Redundancy in Ecosystems. In Schulze, E–D and Mooney, H. A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer–Verlag, 255–270
- Lewontin, R. C. 1969. The meaning of diversity. In Woodwell, G. M. and Smith, H. H. (eds.). *Diversity and Stability in Ecological Systems*. Upton: Brookhaven National Laboratory, 82–95
- Likens, G. E and Bormann, F. H. 1972. Nutrient Cycling in ecosystems. In Wiens, J. A. (ed.). *Ecosystems Structure and Function*. Oregon State University Press, 25–67
- Luckinbill, L. S. 1979. Regulation, stability, and diversity in a model experimental microcosm. *Ecology*, 60: 1098–1102
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533–537
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: The University of Chicago Press
- Margalef R. 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In Dobben, W. H. and Lowe–McConnell, R. H. (eds.). *Unifying Concepts in Ecology*. Wageningen: Centre for agricultural publishing and documentation, 151–160
- May, R. M. 1972. Will a large complex system be stable. *Nature*, 238: 413–414
- May, R. M. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. (2nd ed.). Princeton: Princeton University Press
- McNaughton, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 111: 515–525
- McNaughton, S. J. 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, 274: 251–253
- McNaughton, S. J. 1988. Diversity and stability. *Nature*, 333: 204–205
- Meyer, O. 1993. Functional groups of microorganisms. In Schulze, E–D and Mooney, H. A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer–Verlag, 67–96

- Moore, J. C and Hunt, H. W. 1988. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature*, 333: 263
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100: 65—75
- Paine, R. T. 1974. Interdial community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologica*, 15: 93—120
- Perry, D. A. et al. 1990. Species migration and ecosystem stability during climate change: the below-ground connection. *Conservation Biology*, 4: 266—274
- Pimm, S. L. 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, 33: 351—357
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. London: Chapman and Hall, 47—49
- Pimm, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321—326.
- Richardson, D. M. and Cowling, R. M. 1993. Biodiversity and ecosystem process: opportunities in Mediterranean—type ecosystems. *TREE*, 8: 79—81
- Roberts, A. 1974. The stability of a feasible random ecosystem. *Nature*, 251: 607—608
- Roberts, A. and Tregonning, K. 1980. The robustness of natural systems. *Nature*, 288: 265—266
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant—arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95—124
- Shugart, H. H. Jr et al. 1976. A model of calcium—cycling in East Tennessee Liriodendron forest: model structure, parameters and frequency response analysis. *Ecology*, 57: 97—109
- Solbrig, O. T. 1993. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In Schulze, E—D and Mooney, H. A. (eds.) . *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer—Verlag, 97—116
- Stenseth, N. Chr. 1988. The structure of food webs predicted from optimal food selection models: An alternative to Pimm's stability hypothesis. *Oikos*, 44: 361—364
- Townsend, C. R. and Winterbourn, M. J. 1992. Assessment of the environmental risk posed by an exotic fish; the proposal introduction of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) to New Zealand. *Conservation Biology*, 6: 273—282
- Usher, M. B., Crawford, T. J. and Banwell, J. L. 1992. An american invasion of Great Britain: the case of the native and alien squirrel (*Sciurus*) species. *Conservation Biology*, 6: 108—115
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasion and ecological processes: Towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 59:7—13
- Waide, J. B. et al. 1974. A linear systems analysis of the calcium cycle in a forested watershed ecosystem. In Rosen, R. and Snell, F. M. (eds.) . *Progress in Theoretical Biology*, Vol. 3. New York: Academic Press, 261—345
- Waide, J. B. and Webster, J. R. 1975. Engineering systems analysis: Applicability to ecosystems. In Patten, B. C. (ed.) . *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. 4. New York: Academic Press, 329—371
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6: 18—23
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26: 1—80
- Yodzis, P. 1980. The connectance of real ecosystems. *Nature*, 284: 544—545
- Yodzis, P. 1981. The stability of real ecosystems. *Nature*, 289: 674—676

第十三章 真菌多样性与森林生态系统的维持与恢复

黄永青

多样性是所有生命系统的基本特征(Solbrig, 1991)。生物多样性包括所有植物、动物、微生物物种以及所有的生态系统及其形成的生态过程(McNeely 等, 1990)。真菌(广义概念)(Hawksworth 等, 1989; Barr, 1992)[或称菌物 Panomyces(魏江春, 1993)]多样性是生物多样性的的重要组成部分。无论森林或草原, 在很大程度上都依赖于和菌根真菌组成的共生系统(魏江春, 1993)。

现在越来越多的植物学、真菌学和植物病理学家, 特别是植物生态学和森林生态学家, 认识到了真菌多样性在生态系统中起着不容忽视的作用。参与生态系统过程中的真菌并非外来, 是与生态系统协同进化的结果。真菌在生态系统中的作用通过认识病害现象、腐朽和互惠共生现象得到了更深入的了解。在所有生态系统中, 真菌与其它所有有机体之间的相互作用, 可以是直接的也可以是间接的。真菌的这种直接和间接的作用, 使得生态系统内的有机体甚至于整个系统得以维持和延续(Trappe 等, 1992)。所有这些作用的根本就在于真菌在生态系统中的物质转化和能量流动过程中扮演的重要角色(Harley, 1971)。

森林是陆地上最复杂的生态系统, 是自然界真菌生活的最主要场所之一, 也是真菌种类和数量都最为丰富的生态系统。现今对真菌物种的记录, 绝大部分都来自森林生态系统。真菌做为森林生态系统中的重要组成部分, 在整个森林生态系统的时间、空间格局的形成、功能的发挥以及在整个生态系统的发展进程(如恢复、演替及维持)中, 都占有十分重要的地位。本文将通过一些实例来说明真菌多样性的存在及其在森林生态系统维持与恢复中的作用, 阐明真菌多样性对于陆生生态系统的重要性。

1 真菌多样性与真菌的功能类群

1.1 真菌物种多样性

真菌多样性的认识也是从物种水平开始的。近二百年来, 约有十余万个真菌种名发表, 被承认的约 6.9 万种, 其中有 1/5 是地衣型真菌(Hawksworth, 1991; 庄剑云, 1994), 并且每年发表的新种不断增加。据估计, 全球共有真菌 150 万种以上, 而目前仅知其中的 4.6% (Hawksworth, 1991)。已发现的且被承认的非地衣型真菌大多是植物寄生菌及以植物残体为基质的腐生大型真菌和小型土壤真菌, 而科学家对这些真菌的认识仍然相当肤浅(庄剑云, 1994)。随着对真菌认识的加深, 对其分类地位也有了新的认识, 已有人将其独立成界(Whittaker, 1969), 并被广泛接受。真菌界中, 种数最多的属子囊菌亚门, 约为 3 万种, 其次为担子菌 1.6 万种; 而半知菌大约有 1.7 万多种, 接合菌与鞭毛菌已知约 2 千余种(Hawksworth 等, 1993)。

1.2 真菌在生态系统中的功能类群

在自然界中, 真菌生长发育所需要的营养物质都依靠植物或动物供给。这种异养生活方式对供养生物体的生活状态常有选择。我们根据这种对异养基质(Substratum)的选择状态

可将真菌分为三个基本功能类群,即腐生、杀生和活体营养真菌(Cooke 等, 1984)。

腐生真菌(Saprotrophic fungus)指那些从已死亡的有机残体获得营养的真菌,如分解凋落物的真菌类群、木材的腐朽菌及粪生真菌等类群。它们不能越过活寄主的防御系统获取营养,也不能直接杀死这些组织器官。

杀生性真菌(Necrotrophic fungus)是一些首先靠自身能力杀死寄主的局部组织,然后在死组织上生长发育的一类真菌。这类真菌与前一类很相近,有时难以区别。有的学者则用兼性寄生(Facultative parasitic fungus)代替杀生真菌一词。

活体真菌(亦称活体营养真菌, Biotrophic fungus)只能生活于活的寄主细胞或组织之中,它们的营养来源(如一些糖和氨基酸等)是靠寄主的活细胞提供的。如锈菌、黑粉菌等。

相比之下,腐生性真菌与杀生性真菌在降解植物、动物和微生物的有机大分子过程中,显得比活体真菌重要得多(Cooke 等, 1984)。在这三种主要类群之间,还存在着许多中间类型。另一方面,一种真菌属于哪种异养类群也不是绝对的,可能由于环境条件的改变从一种生活方式变成另一种生活方式。因此,在特定的时间和环境中,对某一种真菌这些术语可能都适用。Lewis 将异养生活方式划分成五种主要类型:专性腐生(Obligate saprotrophs)、兼性杀生(Facultative necrotrophs)、专性杀生(Obligate necrotrophs)、兼性活体营养性(Facultative biotrophs)和专性活体营养性(Obligate biotrophs)真菌(Lewis, 1973)。其中兼性杀生性与专性杀生性真菌的区别并不十分严格,并将共生(Symbiosis)归入兼性活体营养性真菌类群之中,如菌根真菌等。这种有机体的组合共生现象包括其他学者提出的寄生(Parasitism)和互惠共生(Mutualism)(Lewis, 1973, 1974)。当然,许多学者对术语的使用各持己见,都从使用方便上来考虑真菌异养类群。

从生物学、生态学和应用科学的角度来看待不同的异养类型,可以全面地理解真菌异养方式多样化的意义。从生物学角度看真菌的异养生活方式,只不过是不同类群的真菌都在利用有机体来满足自身生长发育的代谢需要,本质上没有什么差别。若从生态学角度出发,不同的真菌类群各自发挥其在森林生态系统中的作用;如活体性真菌是分解森林植物的活组织,也可称为活体分解者,兼性活体性真菌、兼性杀生真菌是分解衰弱的植物组织,而腐生性真菌则分解凋落死亡了的植物组织,整个过程构成了生态系统的腐屑食物链(Detritus food chain),即异养演替或称分解者演替(Decomposer succession)过程(Swift, 1982; Frankland, 1981, 1992)。而从森林培育的角度看,每种真菌类群的作用既可给生产造成损害也可从中获益。例如:病害造成的产量损失、腐朽木材损失;植物与真菌共生形成的菌根可以防止根部病害、增加矿质元素的吸收、增加产量、增强对环境压力的适应性;内生真菌(endophytic fungi)可以预防病害和虫害的大发生,但仍有尚不清楚的功能(Isaac, 1992; Petrini, 1993 个人交流)。另外真菌还有许多其它作用,如拮抗、重寄生等。以上这些作用相互联系、相互影响,共同维持森林生态系统的稳定或促进森林生态系统的演替进程。

在森林生态系统的维持过程中,真菌可以成为许多土壤生物(例如细菌、其他真菌、线虫、昆虫、蚯蚓等)和小型哺乳动物等的食物,还可对这些生物中的有害类群加以控制。真菌作为森林生态系统中的分解者,对系统中的 C、N、P、S 等元素的循环起着关键作用,以及降解象腐殖质等一些顽拗有机质(Recalcitrant organic substrates)(Trappe 等, 1992)而重新被植物利用,并改善土壤结构、提高生物生产力。在植物群落中,植物个体之间存在着菌根真菌共有现象,使植物群落的地下部分联络成网,促进了个体间养分和水分的交流,这是

一种源—汇关系 (A source—sink relationship)(Trappe 等, 1977; Read, 1984; Read 等, 1985)。

2 森林生态系统中的菌根

注意观察环境与真菌之间的关系始于真菌学研究初期。19 世纪 20 年代 Persoon 和 Fries 只是将环境特点用于真菌种的描述;到了 19 世纪八九十年代,Feery 才注意到了真菌区系(Fungal flora)与它们的栖息地(如森林类型、地理条件等)的相互关系(Kost, 1992)。然而由于真菌的异养类型及生态学特点各不相同,在某一森林生态系统的演替过程中,不同营养类型的真菌将相互取代,因此下面将分别讨论森林生态系统中真菌不同异养类群的作用及其多样性。本节旨在讨论菌根在生态系统中的作用。

2.1 菌根的类型与菌根制约性

某些兼性活体营养真菌(Facultative biotrophic fungi)在植物根部发育并与根在营养方面建立起一种互惠共生关系,即菌根(Mycorrhiza)。这种互惠关系表现为植物根为这类真菌提供有利生长的环境和提供严格限制异养生物生长的碳水化合物;菌根真菌则供给植物那些不能被植物根系直接从土壤中吸收的养分(如磷等矿质元素)和促进水分吸收,从而有利于植物的生长。Read(1991)认为生态系统中的菌根是 Liebig 最小因子定律在自然界中的体现。在高等植物中菌根现象极为普遍。已知的有花植物中,仅有 3% 不形成菌根,它们是有限的几个科,例如:藜科(Chenopodiaceae)、苋科(Amaranthaceae)、蒺藜科(Zygophyllaceae)、十字花科(Brassicaceae)和山龙眼科(Proteaceae)等(Allen 等, 1990)。

根据菌根的形态及解剖特征,通常将菌根分成外生菌根(Ectomycorrhizae)、内生菌根(Endomycorrhizae)及一些中间类型。不同的植物与不同的真菌形成不同类型的菌根。松科(Pinaceae)基本上是外生菌根型的,柏科(Cupressaceae)象大多数的草本植物一样基本形成的是泡囊丛枝菌根(Vesicular arbuscular mycorrhizae,简称 VA 菌根,是内生菌根的一种类型)。但有些植物的属或科(例如杨柳科 Salicaceae)可常常有规律地形成外生或 VA 菌根。杜鹃花类植物象兰科植物那样形成具有自己特点的菌根。

Trappe(1962)报导有 280 种植物与 525 种真菌形成外生菌根(Zak, 1973),显然随着研究的深入,这个数字还会增加。据估计,在北美可能有 2000 种以上的真菌能同树木形成外生菌根(Trappe, 1962)。国外已知有 34 个科约 90 个属的真菌能形成外生菌根(Miller, 1982)。形成外生菌根的真菌多半属于担子菌亚门的各属,例如牛肝菌属(*Boletus*)、乳牛肝菌属(*Suillus*)、革菌属(*Thelephora*)、鹅膏菌属(*Amanita*)、乳菇属(*Lactarius*)、红菇属(*Russula*)、桩菇属(*Paxillus*)、粘滑菇属(*Hebeloma*)、须腹菌属(*Rhizopogon*)、豆马勃属(*Pisolithus*)和硬皮马勃属(*Scleroderma*)等等,子囊菌亚门中的大团囊菌属(*Elaphomyces*)、埋盘菌属(*Sepultaria*)、块菌属(*Tuber*)和半知菌空团囊菌属(*Cenococcum*)等等。我国的菌根真菌资源调查进行的比较晚,开展得也不很全面,仅根据目前已发表的报告或各种内部资料粗略统计,能形成外生菌根的真菌约有 28 个科 63 个属(郭秀珍等, 1989)。王云等(1983)报导了中国东北外生菌根 124 种。VA 菌根是分布最广泛的菌根类型,其寄主范围比外生菌根要广泛很多。然而形成 VA 菌根真菌的种类却比外生菌根菌少得多,仅限于接合菌中的内囊霉科(Endogenaceae)中的部分种类。世界上有花植物中,有 3% 形成外生菌根,90% 形成 VA 菌根,4% 形成其它类型菌根(如杜鹃花型、兰花型菌根等等),还有 3% 无菌根(Meyer,

1973; 郭秀珍等, 1989)。

在具有菌根和无菌根的植物当中, 可根据植物与菌根依赖(Dependence)关系的紧密与否, 将植物分成菌根制约性的(Mycorrhizal dependence)(或称菌根依赖性的)和非菌根制约(或依赖)性的(Mycorrhizal independence)(Trappe, 1992)。在生态系统中可从进化与生态学角度定义菌根制约性与否。从进化方面讲, 菌根制约性植物指所有种群中的个体为了继续生存和种的繁衍, 必须在其生活史的某个时期形成菌根, 这样才可保证其物种的存活。若从生态学角度定义, 菌根制约则是指一定的群落中, 植物为了生存、竞争和繁殖, 必须在其一生中的某段时间里形成菌根。例如在自然环境中, 某些草本植物是菌根制约性的, 但是在施肥、湿润土壤条件下则为非菌根制约性的。

非菌根制约性植物的种和个体在无真菌共生体(Mycobiont) 情况下仍可适应环境生存下来。兼性菌根(Facultative mycorrhizae)植物基本上是非菌根制约性的, 但当该植物繁殖时则形成菌根。所有的裸子植物都是菌根制约性的, 约 20% 被子植物是非菌根制约性的, 大约 10% 的被子植物(如世界危害性的杂草)是兼性菌根植物。在植物界一些目中, 许多进化衍生单位(Derived taxa)被认为是非菌根制约性的, 它们多数为一年生植物但不包括湿地种类和寄生种类, 例如莎草科(Cyperaceae)、灯心草科(Juncaceae)、苋科、十字花科、藜科、蓼科(Polygonaceae)和马齿苋科(Portulacaceae)(Trappe, 1987; 1992)。

在植被恢复过程中, 特别是在新形成的土壤上(如刚退却的冰碛或火山灰), 菌根制约性尤为突出。如果有适应的菌根菌繁殖体传入该类土壤, 则可能有菌根制约性植物生长。在此之前, 只有非菌根制约性植物参与早期(生态)系统的建立(Trappe, 1992)。一般说来, 菌根繁殖体具有适应不同环境的生态传播对策。

前面的菌根类型是形态学划分, 不适于充分解释生态学现象。因此, 可以根据植物菌根制约现象, 菌根共生体的传播及其之间的相互作用从生态学角度划分菌根类型。Trappe 根据寄主制约性和菌根传播对策分类如下:

① 兼性或非菌根制约性植物(无真菌共生体);

② 菌根制约性植物, 真菌主要传播对策:

A 空气传播

子囊菌与担子菌亚门

a 大多数外生菌根和相关类型

b 杜鹃花型与兰花型菌根

B 噬真菌动物传播

子囊菌、担子菌和接合菌亚门

a 某些外生菌根及相关类型

b 某些 VA 菌根

C 靠土壤或植物部分材料移动传播

接合菌亚门

a 大多数 VA 菌根

除杨柳科等植物外, 大多数菌根制约性植物是依赖于某一种菌根类型的。因为绝大多数植物的菌根类型是不改变的, 并且不同类型菌根真菌的传播对策也不相同。因此 Trappe (1992)提出了菌根植物成功定植的假设: 菌根真菌繁殖体的有效性与否决定着三个植物类

群能否成功地定植于自然发育系统的新基质之上。这三个主要植物类群分别是①非菌根制约性和兼性菌根植物；②具有空气传播真菌共生体的菌根制约性植物；③具有土壤和植物材料携带传播的真菌共生体的菌根制约性植物。该假设已通过实验验证。

2.2 菌根演替维持森林生态系统不同发展阶段

森林生态系统发展过程中的菌根真菌演替包括两个方面：一方面是植物群落中植物不同发育阶段引起的菌根真菌的变化过程。另一方面是随着植物群落的演替所伴随的菌根真菌群落的动态变化过程。

在陆生植物群落的发展过程中，或者是内生菌根植物占优势或者是外生菌根植物占优势(Dighton 等, 1985)。在北方温带地区，森林生态系统演替至顶极群落过程中，菌根的类型一般是从草本或灌丛植物群落的内生或 VA 菌根演替到林木的外生菌根(Rose, 1980)。

随着天然或人工林的生长发育，植物群落将发生一系列的变化。这些变化也使得菌根菌生活的土壤生态系统的理化性质发生变化。因此随着森林的发育，给菌根真菌提供的营养和寄主植物也将变化。森林郁闭之前，随树龄的增加，植物、动物特别是真菌的物种多样性随之增加(图 1)(Dighton 等, 1985)；林木郁闭后，特别是达到顶极群落时，物种多样性随之降低(包括菌根真菌)。伴随着下层草本植被的衰退则分解菌的资源可利用性也变得越来越差，继而导致分解真菌群落的衰退。大量难分解物质如木质素和多酚成分在凋落物中积累增加，这时凋落物存留时间延长，致使竞争对策(C)和忍耐对策(S)的真菌类群增加取代了草本对策(R)真菌类群，菌根演替的生态对策亦是如此。

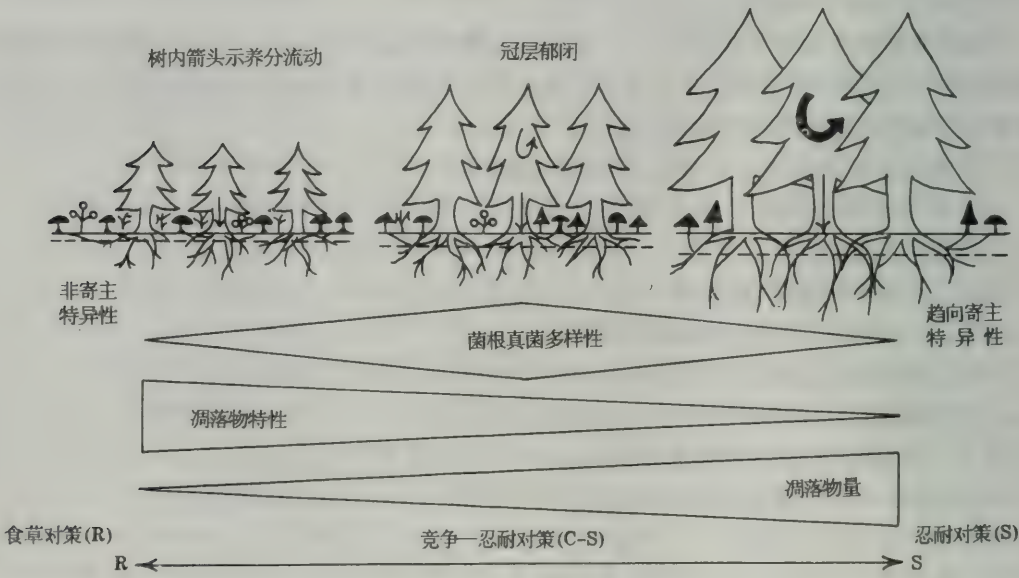


图 1 随森林发展的菌根真菌演替与凋落物特性以及分解者的生态对策图示

(重绘于 Dighton 等, 1985; Frankland, 1992)

Dighton 等(1985) 综述了从子实体和菌根的观察到营养变化在菌根真菌随寄主的生长与更替过程中的演替。正如图 1 所示，一些草本对策菌根菌，例如蜡蘑属(*Laccaria*)和丝盖

伞属(*Inocybe*)是幼林中的特点;而象丝膜属(*Cortinarius*)、红菇属(*Russula*)和鹅膏属(*Amanita*)等是老龄林中的菌根菌。随林龄的增加,菌根共生的特异性增加,例如 250 年生道格拉斯冷杉和落叶松林中,冷杉和落叶松分别具有单独的优势菌根真菌,分别是 *Russula brevipes* 和 *Suillus cavipes*。然而由于土壤类型和环境因子的不同,也可以改变菌根的种类,即菌根菌不仅对寄主年龄有选择,也对环境因子有所选择。例如卷边网褶菌(*Paxillus involutus*)在煤渣较多的基质上为幼龄白桦林的菌根,而在棕壤上则不是。这也说明卷边网褶菌是忍耐对策型菌根菌(Mason 等, 1982; Dighton 等, 1985)。

在大尺度的生态系统变化中,菌根的地带性变化主要是随养分限制因素变化而改变的。养分限制因素是随不同的生态系统改变的。例如多数北方和温带森林地带,在欧石楠荒地上,氮是植物生长的最小因子;随着环境梯度的变化,磷则取代氮成为植物生长的最小限制因子。在不同的环境梯度中,生态系统选择那些可以增加限制植物生长的元素的吸收并使其有效流动能力强的菌根真菌作为该系统的优势菌根类型。由石楠灌丛产生的顽拗凋落物是由杜鹃型菌根真菌分解利用并供给植物。该类型菌根菌具有分解木质素、多酚化合物、几丁质和蛋白质的能力。在北方和温带森林地区,树木产生的具有中间类型的基质,则由外生菌根菌来处理。这些外生菌根有不同的分解多聚物基质的能力,即使在 C:N 值很高的情况下也可进行分解。在温暖地区,植物的外生菌根优势类型则被草本植物与热带森林群落中的 VA 菌根菌优势群所取代。这些 VA 型真菌缺乏分解有机物的能力,但其形成的菌丝网可有效地从凋落物中吸收磷离子供给植物。因此,陆地生态系统的养分动态受到菌根的强烈影响(Read, 1991)。

2.3 生态系统形成初期的菌根

对于发育在新基质(如冰碛、火山灰)上的植物群落,群落学研究在传统上侧重于观察地上生物和与其有关的气候、地形和土壤因子等。在受扰动和未受扰动的生境中,定植植物的菌根营养模式与演替阶段关系密切,然而在过去通常被生态学家忽视(Trappe 等, 1992)。由于人类的普遍影响,在演替的早期阶段,先锋种及伴生种常表现为杂草引入的特点;其组成不是反映当地自然生物地理特点的本地种。

Frydman 在波兰 Wroclaw 的二战废墟上研究了菌根和植物在这种人为新基质上的定植模式。这种基质中无菌根菌繁殖体,而且遍地砖头瓦砾,因此先锋植物仅限于非菌根制约性杂草和一些外生菌根植物,只是在该演替模式的相对晚期才有 VA 菌根型植物的大量发生。

高山地带的真菌与植物是在连续扰动情况下经几百万年共同进化的更新世的幸存者(Trappe 等, 1992)。在这种自然环境的压力和扰动下,植被交错变化方面受菌根营养型植物的影响以及菌根制约、非菌根制约的影响,便更全面地反映了其进化格局(Cooper, 1926)。Trappe 等人(1992)在华盛顿的北瀑山(the North Cascade Mountains)中的迅速退去的冰川前沿地带进行了实验。在研究中他们发现,冰川前沿和冰碛上的定居者并不是毗邻地区产生大量种子的植物群落成员(Brink, 1964; Matthews, 1979a, 1979b; Oliver 等, 1985; Sommerville 等, 1982)。这种情况常常归咎于种子和花粉的传播方式、随机传播机制和该地带基质的特性等等,然而包括菌根营养型等的土壤微生物特性却很少被问津。在高山地带,植物中菌根制约种类常占很小比例;相反,该地带的非菌根制约种类则比其它温暖生境中更为常见(Read 等, 1981; Trappe, 1988)。在约 40 年前形成的冰川前沿中心地带,近

期形成的冰川边碛外沉积(Outwash),与外生菌根植物(如 *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmannii*)和多种柳树(*Salix* spp.)一同生长着无菌根植物,例如虎耳草属的 *Saxifraga feruginea*, *S. tolmei* 和多种苔草(*Carex* spp.)及灯芯草(*Juncus* spp.)。这里菌根植物的真菌共生体是靠空气传播的。与此对应的是该冰川前沿的东、西两侧地带,在那里生长着靠土壤或植物材料携带传播真菌共生体(孢子)的 VA 菌根植物。西侧边缘是在峭壁阶地下部,阶地上有发育良好的 VA 菌根植物群落。随着峭壁阶地的雪崩则使夹杂着大量 VA 繁殖体的土壤及根沉积到西侧冰碛上;东侧边缘情况也与之相似,靠人类活动和动物携带来传播 VA 菌根繁殖体。这些繁殖体携带到冰川前沿冰碛上后,在潮湿天气便成为那里的有效接种体。在这些地带,初始植物群落(Initial plant communities)发展开始时比较缓慢,一旦某些 VA 菌根植物定植下来,新的 VA 菌根繁殖体就会产生。这样便使其它种类的菌根制约性植物逐渐定居进来,并使植物群落以岛状模式(Island pattern)加速发展。这一模式在 Grime 研究小宇宙(Microcosm)时也有同感,他指出 VA 菌根的出现明显增加植物物种多样性,这是由于增强了矿质元素的吸收和从大植物向小植物转输碳素的结果,并且还特别地增加了小粒种子苗的生存力(Grime 等, 1987)。

在冰碛地带,植被形成“岛屿效应”一直被承认,并常常解释成是最开始的定植植物(先锋种)对立地的改善。很显然这种立地应该包括许多菌根真菌。Trappe 指出,在北瀑山的这类立地上,柳属植物先期定植并且为其它植物种的侵入定植形成了“岛”。如前所述,柳属植物既可以形成外生菌根又可以形成 VA 菌根。并且在这类生境中的柳既矮小又平展,其根系则可超出其植冠伸出几米远。随着时间的推移,不仅积累了植冠下的凋落物,也积累了土壤中的碳以及菌根菌的菌丝。因此该类立地上刚开始很少出现的植物,这时期便在柳树的冠下或靠近柳的地方定植下来。在这里柳树不仅为它们提供了菌根菌的接种体也保护新定植植物免遭霜害和风害的侵袭(Trappe 等, 1992)。

另外,Trappe 等人还在其它两地: Niwot Ridge 的绿湖生态定位站(The Greenlakes Long Term Ecological Research Site)及其相邻的科罗拉多 Front range 地区进行了补充实验,充分验证了在原始基质上植被恢复的假说。这两个地方的高山冰碛已裸露了几个世纪,刚开始是非菌根制约性植物种类的侵入并定植于冰碛;而 VA 菌根植物从相邻顶极群落的边缘侵入到冰碛上的过程是非常缓慢的。

因此,Trappe 等人(1992)提出的新基质上生态系统恢复的假说,得到了这些实验的充分支持。即菌根菌的繁殖体的有效性必须与种源、物理环境因子一同作为新基质上建立和发展植物群落的必要条件。

在冰川冰碛地带新生态系统建立和发展中,动物成员也起很大作用。例如昆虫与其它动物传播携带孢子的土壤,有些种类还以蘑菇为食,将未被消化的孢子进行传播扩散(Maser 等, 1978)。Cazares(1990)等人在北瀑地区发现土拨鼠和短耳野兔食用外生菌根菌子实体,使得孢子随动物活动传播到其它地方。那些子实体生于地下的真菌的传播,在某种程度上也是靠噬真菌动物完成的,有的菌根接种体则被传播到了冰碛上(Cazares 等, 1990)。

2.4 森林生态系统恢复时的菌根

在人为扰动(如矿山开发)情况下,森林生态系统恢复中菌根真菌的有效作用已被证实(Ruehle 等, 1979; Trappe 等, 1992)。由于非常严重的扰动(如火山喷发)造成的森林生态系统覆灭后的恢复,北美学者做了大量工作。

Carpenter 等(1987)曾有过很形象的描述“在宏观上,最早生长在经过火山灰热处理过的基质上的是真菌,它们象长生鸟一般从灰烬中再生”。这类真菌子实体在火山喷发后两个月之内便出现在火山喷发烧毁的碎屑基质之上,并在以后的多年中仍不断出现。当较大的真菌子实体出现时,例如紫盘菌(*Peziza violacea*)和高羊肚菌(*Morchella elata*)等,其下部的土壤上有藻类与苔藓植物生长。象 *Funaria hygrometrica* 的配子体是在一些衰老真菌子实体上形成的。在这类稍大的真菌子实体出现以前绝无藻类和苔藓的定植。

在完全为火山灰覆盖的生境中绝无维管束植物的更新。例如某些先锋植物种 *Epilobium angustifolium* 萌发后,小苗迅速死亡。在对该类苗与火山灰检测时都未发现菌根菌(Wood 等, 1990; Trappe 等, 1992)。如果受火山灰侵蚀的土壤一旦裸露,这些先驱植物便与土壤中存活下来的菌根菌形成菌根,许多个体便可生还(Trappe 等, 1992)。

Allen 等人(1984)发现在火山灰烧过的土壤中有许多 VA 菌根菌的活孢子,它们若出现在先驱植物根围时很快便形成菌根,致使苗木生还。掘土动物金花鼠等在这一过程中起了非常重要的作用。它们在洞穴中避过了火山喷发的伤害,尔后他们在火山灰中掘洞而出,这类活动使得火山灰下面携带菌根菌孢子的土壤被带到火山灰表面,产生岛状菌根接种源,植物便在其上定植(Allen, 1988)。

夏威夷可谓是观察火山扰动后生态系统恢复的天然实验室,因为在那里火山喷发扰动重复了多次。Gemma 等(1990)研究表明,在 8 年的熔岩流上的植物,有 72% 无 VA 菌根,而剩下的样本中感染率也很低($<25\%$ 总根长度)。在对照区 137 年的熔岩流上的植物都有 VA 菌根,并且感染率也很高(所有的抽样 $>75\%$ 总根长度)。从而 Gemma 等指出:菌根制约性影响着植被变化序列(Sequence of vegetational change)。他进一步提出了假设:夏威夷火山的频繁爆发给植物和真菌造成了选择压力,从而诱导了它们对灾变扰动的适应性(Gemma 等, 1990)。

2.5 森林生态系统中个体联系媒介——菌根真菌

1882 年 Kamienski 及 1939 年 Romell 推断, *Monotropa hypopitys* 的菌根菌也与上层林冠的树木形成菌根,这种菌根则是两种植物之间的营养桥(Nutrient bridge)。这也是发现维管束植物之间物质传输的早期线索,水晶兰(*Monotropa spp.*)为无叶绿素的杜鹃花科植物。这一推断通过放射性示踪技术已经证实(Bjorkman, 1960; Vreeland 等, 1981)。Bjorkman 用 ^{14}C 葡萄糖和 ^{32}P 示踪发现,这些元素可由松树和云杉上转到 *Monotropa hypopitys* 上,并发现它们是由共有菌根菌的菌丝体系来完成这一过程的。因此说连接无叶绿素植物与其光合寄主植物的桥梁是菌根真菌(Bjorkman, 1960)。Vreeland 等人用 ^{32}P 注射到 4 种外生菌根树木的韧皮部,随后的结果发现 ^{32}P 可以传输到 *Sarcodes sanguinea* 植株(Vreeland 等, 1981)。大量的实验及观察已充分地证明了无叶绿素植物与光合植物之间通过菌根真菌的共有使得光合植物的养分流到无叶绿素植物。有人将这种养分渗漏关系称为源—汇关系(A source—sink relationship)(Trappe 等, 1992)。“无叶绿素植物为腐生植物(Saprophytes)”虽然仍出现于一些文献及教材中,但应该摒弃这种荒谬的说法(Trappe 等, 1992)。

在植物群落中,具叶绿素的菌根植物之间也普遍地存在着通过菌根真菌的共有相互连接(Trapp 等, 1992)。有人通过小宇宙实验证明了源—汇关系的存在,即植物个体之间通过共有的菌根真菌菌丝体交流营养和碳素(Read, 1984)。Newman(1988)设想了植物之间菌根连接的潜在重要性:①苗木快速地连接到已建立起来的菌根菌丝体网络之中;②碳素能够

从上冠层的植物个体中输送到下冠层植物个体当中;③此类连接体系是引起植物间竞争的媒介;④矿质元素可在植物之间传递;⑤营养的流动可以从即将死亡植物流向其相连接植物个体。

在生态系统中,由菌根菌作为依赖性集团(Guilds)联系起来的植物之间有形成互惠协同、增进共同利益的功能(Perry 等, 1989)。很多实验已证实了这种协同效应,例如 *Arbutus menziesii*、*Arctostaphylos* spp. 和松科植物的关系;*Arbutus* 或 *Arctostaphylos* 植物下的土壤可加速松科植物的生长,而远离这类植物的土壤则不然;另外还有黄杉(*Pseudotsuga*)在 *Arbutus menziesii* 附近的保存率,明显高出黄杉在具 VA 菌根的灌丛附近或黄杉在草本植被上的 5 倍(Zak, 1976a, 1976b; Amarathus 等, 1989, 1990; Borchers 等, 1990)。

虽然现在已知部分菌根制约性植物类群之间发生相互作用是通过真菌完成的,但是有关它们之间相互作用的详细过程及功能正在研究之中。Trappe 等(1992)假设共有菌根真菌管道连接了群落中的个体植物,全部的植物群落例如木本群落、牧草草原以及杂草草原都可以自然地连接成为更大的多植物系统(Multi-plant systems)。由于养分流动关系,影响一个植物的因子也就影响了它的相邻植物。一系列的影响可能一方面缩短了个体间的距离;另一方面可能增加了距离,但始终由共有真菌体系所联系(Trappe 等, 1992)。

3 森林生态系统中的腐生真菌

森林生态系统中物质循环包括两个相对的过程,一是生物合成,即无机物的有机质化,主要是由绿色植物和一些无机营养型微生物(蓝藻及少数细菌)来完成;二是生物分解,即有机物质的无机化过程,主要靠森林微生物来完成。绿色植物合成的有机物大约 1/3 是纤维素,是植物细胞初生和次生壁不可缺少的构成物质。纤维素是种子植物的主要碳水化合物,成熟木材干重的 40%~60% 为纤维素,当植物组织部分凋落后,纤维素是主要的存留物(如落叶、枯枝等等)。这些纤维素的降解是自然界中维持碳素平衡不可缺少的过程,该降解过程每年以 CO_2 形式归还到大气中的碳大约为 850 亿吨。一旦纤维素分解过程停止,并且光合作用仍以目前状态继续,则地球上的所有生命将在 20 年内由于缺乏 CO_2 而终止(Huson, 1980)。因此,由绿色植物合成的森林有机质的分解过程是森林生态系统的能量流动与物质循环的重要环节,若缺少分解过程,则森林生态系统将无法存在下去。参与森林生态系统分解作用的森林微生物的类群,主要由真菌、细菌、放线菌及原生动物等组成,但其中作用最大的分解者是腐生性真菌。

3.1 森林凋落物分解真菌的多样性及生态学意义

森林土壤表面的枯枝落叶层称为森林凋落物(Litter),主要由落叶(占 50%~80%)、枯枝(占 10%~40%)以及树皮、果实、花、种子、动物粪便、尸体等等组成(Huson, 1980)。这种以死亡的有机质做为营养基质的真菌为腐生真菌。森林凋落物的有机组成可分为纤维素、半纤维素、木质素及蛋白质等几大类。由于基质的多样性决定了分解这些物质的真菌的多样性。分解不同基质的真菌类群见表 1。表中列举了除分解蛋白质以外的部分真菌,但是真菌都具有对蛋白质或强或弱的分解能力。

表 1 森林生态系统中分解部分基质的真菌类群

基质	可利用相应基质的真菌(属)	
纤维素	根霉属(<i>Rhizopus</i>)	葡萄穗霉属(<i>Stachybotrys</i>)
	毛壳属(<i>Chaetomium</i>)	单端孢属(<i>Trichothecium</i>)
	交链孢属(<i>Alternaria</i>)	轮枝孢属(<i>Verticillium</i>)
	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)	鬼伞属(<i>Coprinus</i>)
	镰孢属(<i>Fusarium</i>)	栓菌属(<i>Trametes</i>)
	青霉属(<i>Penicillium</i>)	层孔菌属(<i>Fomes</i>)
	丝核菌属(<i>Rhizoctonia</i>)	多孔菌属(<i>Polyporus</i>)
	木霉属(<i>Trichoderma</i>)	葡萄孢霉属(<i>Botrytis</i>)
半纤维素	交链孢属(<i>Alternaria</i>)	青霉属(<i>Penicillium</i>)
	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)	木霉属(<i>Trichoderma</i>)
	毛壳属(<i>Chaetomium</i>)	根霉属(<i>Rhizopus</i>)
	镰孢属(<i>Fusarium</i>)	多孔菌属(<i>Polyporus</i>)
木质素	香菇属(<i>Lentinus</i>)	杯伞属(<i>Clitocybe</i>)
	层孔菌属(<i>Fomes</i>)	鬼伞属(<i>Coprinus</i>)
	侧耳属(<i>Pleurotus</i>)	小菇属(<i>Mycena</i>)
	栓菌属(<i>Trametes</i>)	革耳属(<i>Panus</i>)
	灵芝属(<i>Ganoderma</i>)	木菇属(<i>Flammulina</i>)
	韧革菌属(<i>Stereum</i>)	鳞伞属(<i>Pholiota</i>)
	蘑菇属(<i>Agaricus</i>)	云芝属(<i>Coriolus</i>)
	金线菌属(<i>Collybia</i>)	裂褶菌属(<i>Schizophyllum</i>)
	蜜环菌属(<i>Armillaria</i>)	多孔菌属(<i>Polyporus</i>)
淀粉	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)	镰孢属(<i>Fusarium</i>)
	根霉属(<i>Rhizopus</i>)	层孔菌属(<i>Fomes</i>)
	毛霉属(<i>Mucor</i>)	多孔菌属(<i>Polyporus</i>)
几丁质	镰孢属(<i>Fusarium</i>)	粘帚霉属(<i>Gliocladium</i>)
	毛霉属(<i>Mucor</i>)	青霉属(<i>Penicillium</i>)
	木霉属(<i>Trichoderma</i>)	枝霉属(<i>Theamnidium</i>)
	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)	被孔霉属(<i>Mortierella</i>)
果胶	镰孢属(<i>Fusarium</i>)	轮枝孢属(<i>Verticillium</i>)
腐殖质	毛霉属(<i>Mucor</i>)	青霉属(<i>Penicillium</i>)
	木霉属(<i>Trichoderma</i>)	被孢霉属(<i>Mortierella</i>)

(整理自程东升,1993)

森林凋落物是森林生态系统得以维持的重要因素,是森林土壤有机质的主要来源,即是森林完成自体施肥的物质基础。凋落物的分解过程,一方面使无机元素不断归还土壤,保持了土壤肥力,保证了森林生产力的稳定。另一方面,凋落物也给土壤生物提供了营养物质,是森林生态系统腐屑食物链的重要物质基础。

森林凋落物的分解状况对森林土壤的各种性状产生非常重要的影响。凋落物被分解转

变为土壤腐殖质的过程进行得越强烈,对改善土壤状况的影响就表现得越明显,从而使土壤的物理结构得到改善,使有效养分不断得到补充,使森林的生产力稳定地维持在较高的水平上。当分解过程缓慢时,凋落物便会大量积累,往往使土壤酸性增加,或导致泥炭化,造成无机营养元素淋溶作用的加剧,土壤养分状况恶化,最终使森林生产力降低。另一方面,如果凋落物的分解很快,以致于没有有机质在地表残留,这种情况的后果对林木生长和土壤肥力的影响较小,但也并非是有利的。因为随着土壤表层无机元素(特别是Ca)含量的增加,土壤碱性过大时,也可能引起森林生产力的降低(程东升,1993)。

来自森林树冠层的新鲜植物残体加入土壤后,首先受到真菌和部分细菌的分解。在阔叶林中,参加初期分解的80%为真菌,20%为细菌。初期分解到一定程度后,小动物的取食活动开始活跃,通过小动物取食及排泄过程,能使有机体被粉碎,从而增大有机质的表面积,更利于真菌和细菌分解利用。在森林凋落物分解过程中,真菌共同分解同一基质的演替规律一般是:分解糖类真菌类群→分解半纤维素真菌类群→分解纤维素真菌类群→分解甲壳质真菌类群→分解木质素真菌类群→分解腐殖质真菌类群(邵力平等,1984)。在这种分解过程或基质演替(Substratum succession)中,真菌的生态对策与菌根真菌的生态对策相似,即草本对策(糖类利用菌)→竞争对策(纤维素分解菌)→竞争—忍耐对策(木质素分解菌)→忍耐对策(腐殖质分解菌)。

3.2 森林木材分解真菌的多样性及生态学意义

森林的木材分解也称木材腐朽,是真菌引起森林植物的木质有机物的解体过程。根据被腐朽树木的生活状态,腐朽一般分成两种类型即活立木腐朽和木材腐朽。若根据腐朽的部位不同,还可将腐朽分成边材腐朽和心材腐朽。而活立木腐朽根据腐朽发生的高度又分为根朽、干基腐朽、干部腐朽和梢头腐朽(或称枝条腐朽),引起不同部位腐朽的真菌由于生境的差异,往往出现不同的类群(表2)。

引起木质有机质腐朽的真菌绝大多数为担子菌亚门中的非褶菌目(Aphyllporales),少数为子囊菌亚门球壳菌目的炭角菌科(Xylariaceae)中的一些种类。它们都是半纤维素、纤维素或木质素的有力分解者,常常形成大型的子实体。根据这些真菌对木材主要成分分解能力的不同,可将木材腐朽菌分成三种类型:①白色腐朽菌,它们可以利用纤维素、半纤维素和木质素,对木质素的分解能力更强。由于暗色的木质素被大量分解,故腐朽的木材呈白色,随着分解的进行,木材细胞的次生壁逐渐变薄,木材质地变为纤维状或海绵状,即白色腐朽(White rot)。引起白色腐朽的真菌种类很多,常见的如彩绒革盖菌(*Coriolus versicolor*)、白黄侧耳(*Pleurotus cornucopiae*)、糙皮侧耳(*P. ostreatus*)、金孢展齿革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)等等。少数子囊菌如炭角菌属(*Xylaria*)、炭团菌属(*Hypoxylon*)、炭壳菌属(*Daldinia*)等也引起白色腐朽,多发生在阔叶树。②褐色腐朽菌,它们可分解纤维素和半纤维素,但不分解木质素或分解木质素能力很弱,仅对木质素分子稍加改变,如使之脱甲氧基或加以氧化等。腐朽木材由于木质素的残留而呈浅或深褐色,即褐色腐朽(Brown rot)。引起褐色腐朽的真菌几乎全为担子菌,其种类也没有白色腐朽菌多,且多发生在针叶树上。例如:*Lenzites trabea*, *Gloeophyllum trabeum*, *Poria cocos*, *Lentinus lepideus*。③木材变色菌,在早期侵入木材的真菌中,有一类不引起真正的腐朽,而只引起木材变色或软腐的真菌,它们主要是子囊菌和半知菌,常见的有 *Chaetomium*, *Ceratocystis*, *Phialophora*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium* 以及 *Rhizopus*, *Mucor* 等等。它们中除了少数种类(如 *Chaetomi-*

um)具纤维素分解能力外,大多数只侵入边材的薄壁组织中,利用其中的糖类、淀粉、磷脂等简单有机物作为营养,缺乏纤维素和木质素的分解能力,故不是木材的真正腐朽菌,且不影响木材强度,只是常引起木材变色。

以上三种腐朽真菌类群中,木质素分解真菌在以木质素为唯一碳源时一般不能生长,必须首先分解多糖类的纤维素以取得能量,进而才可分解木质素。因此,木质素的分解是这类真菌进行次生代谢的结果。然而在木材发生腐朽过程中,真正腐朽木材与未腐朽木材交界处常有一个变色区。该区是木材变色菌引起的软腐,它们常是腐朽的前奏,引起木材组织细胞中某些阻碍腐朽菌扩展的物质的降解,因此也常称这类真菌为先驱微生物(Pioneer microbe)(还包括一些细菌作用同此)。立木腐朽菌的大量存在是森林顶极群落的一个重要特征,并且也常常是该顶极群落崩溃的根本原因。例如,在日本北部分布着林龄 200 年以上的库页冷杉和鱼鳞云杉原始林,它们是该地带代表性的针叶林顶极群落。在这些地区,由于台风的袭击,常常发生严重的风害,使云、冷杉林产生大批风倒木。调查表明,风倒木的数量与干基腐朽病的发生率成正比。风倒木为钻孔虫类提供繁殖的场所,也能成为蜜环菌(*Armillaria mellea complex*)等多种立木腐朽菌的侵染基地。那些免于风害的残留立木,由于环境改变,原有的森林小气候不复存在,致使树势衰弱,进而也受到钻孔虫类和立木腐朽菌的侵害。在这一系列因素的作用下,只用数年时间顶极群落便走向全面崩溃(程东升, 1993)。

表 2 引起立木不同部位腐朽的真菌

腐朽部位	腐朽菌	
干部心材腐朽	<i>Cyrtoderma pini</i>	<i>Inonotus cuticularis</i>
	<i>Fomitopsis pinicola</i>	<i>Ganoderma applanatum</i>
	<i>Phellinus igniarius</i>	
干部边材腐朽	<i>Fuscoporia punctata</i>	<i>Piptoporus betulinus</i>
	<i>Phellinus robustus</i>	<i>Daldinia concentrica</i>
	<i>Phellinus hartigii</i>	
枝条腐朽	<i>Coriolus conchifer</i>	<i>Hirschiopours spp.</i>
	<i>Hymenochaeta mougeotii</i>	<i>Stereum spp.</i>
根及干基心材腐朽	<i>Fuscoporia weirii</i>	<i>Phaeolus schweinitzii</i>
	<i>Grifolia frondosa</i>	<i>Ganoderma lucidum</i>
根及干基边材腐朽	<i>Armillaria mellea</i>	<i>Onnia tryqueter</i>
	<i>Heterobasidium annosus</i>	

(整理自程东升, 1993)

这种顶极群落崩溃的直接原因虽然是台风的危害,但实际上木材腐朽菌引起的树木有机体的分解是根本的原因。这对森林生态系统的物质循环和加速演替都有重要意义。

4 森林生态系统中的病原真菌

关于病原真菌在森林生态系统中的作用,近 20 年间许多森林病理和生态学家都注意到了它们的重要性。

病原真菌在天然植物群落中控制着植物种群的大小和动态,保持着植物种群的遗传变异性以及进化的潜势并维持着有性繁殖。此外,还限制着种的分布并增加植物群落的物种多

样性(Dickman, 1992)。病害常常降低植物的存活率和繁殖率,而且由于病原真菌致病性的差异和植物感病性差异使得植物个体间的受害程度有所不同;然而病原真菌在植物的一个种群或一个群落内影响的差异也是极为重要的,这些原因常常是病原真菌能否对植物种群或群落的生态结构和遗传结构产生影响的根本所在(Alexander, 1992)。

4.1 病原真菌与森林的天然更新

真菌病害引起苗木的死亡对森林群落的更新成败以及分布格局,都将产生较大的影响,并且某些枝干部病害对种群和群落结构的调节作用也是森林生态系统维持的一个重要机制。森林的天然更新是一个新世代群体的发生发展过程。在树木生活史的各个发育阶段中,都发生着相应的真菌危害,它们对更新过程产生着不同程度的影响。例如鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)生长发育各阶段的真菌病害有:球果和树上种子中的主要病害是球果锈病(*Theleopsora areolata*),种子发芽和幼苗阶段为暗色雪腐病(*Racodium therryanum*)及立枯病(Seedling damping-off);幼树阶段为暗色雪腐病和由 *Phacidium* 引起的雪腐病;成熟林分 and 过熟林分是各种立木腐朽病。研究表明,在林木发育各阶段的病害中,对更新起制约作用最显著的是种子发芽和幼苗成活阶段的病害。

在森林树种的天然更新中,选择特定立地更新的现象普遍存在。在前面已论述过关于菌根菌制约性的更新机制。但特定立地选择还有一个病害制约机制,即仓田提出的“回避菌害更新”观点(程东升, 1989)。云杉类树种是这方面的典型例子。鱼鳞云杉的更新只能在腐朽的倒木、伐根或凋落物及腐殖质层受到某种干扰而露出矿质土壤的特殊区域中进行。在天然林中的这类特殊立地上,常常可以看到鱼鳞云杉的幼苗、幼树,特别是经常可以看到沿着倒木方向而自然成行的鱼鳞云杉小群体。而这种更新情景在枯枝落叶及腐殖质丰富的一般土壤上是从来看不到的。云杉的这种选择立地更新的现象,在日本的北海道、俄罗斯的库页岛以及中国东北的大、小兴安岭及长白山等地的森林中,都是很普遍的(程东升, 1993)。

对云杉这种更新现象的解释,在林学界争论了半个多世纪。如杂草竞争、光照不足、霜害等危害幼苗成活的因素都被考虑过,并被认为是腐殖土壤上难以更新的原因。但“回避菌害更新”观点认为,云杉不能在腐殖土壤上更新是因那里存在有各种病原菌的危害,云杉对这些病原菌是感病型的,若要成功地更新就必须避开它们的危害。程东升(1989)对云、冷杉天然林内种子及幼苗雪腐病流行规律的研究结果支持了这一观点。云、冷杉种子播种到腐殖质多的土壤上,越冬后发芽率降低了 75%~100%,且从这些种子分离到暗色雪腐病(*Racodium therryanum*) 频度很高;而播种到腐朽倒木及裸露出矿质土壤上的种子,其发芽率仅降低了 15%~19%,这些种子上无 *R. therryannum* 检出。经接种试验也证明了该病原菌还能侵染多种针叶树幼苗(程东升, 1989)。这些事实说明,真菌病害对种子发芽幼苗的危害是导致云杉进行倒木更新的一个重要原因。

由于在更新场所受局限的树种中,不同的树种受限制的程度也不相同,这也对这些树种的天然分布产生了很大的影响。

4.2 病原真菌与森林群落分布格局的形成

首先,在较大范围内森林树种的天然分布,受其树种的病原真菌影响,导致该种趋向于在避开病原真菌的地方分布。例如,佐保发现日本北海道的库页冷杉分布在海拔 600m 以下的低地,而鱼鳞云杉则在 600m 以上地带。在 600m 以上地带分布有两种真菌病害对库页冷杉危害很大,一种是丛枝锈病(病原: *Melampsorella caryophyllacearum*),另一种是枝枯

病(病原: *Scleroderris lagerbergii*)。而这两种病原对鱼鳞云杉是无致病性的,因此库页冷杉分布在 600m 以下地带,而鱼鳞云杉则在 600m 以上分布。并且在 400~600m 低地还有一种严重影响鱼鳞云杉种子成熟的球果锈病(病原: *Theokopsora areolata*)的广泛分布,这也是鱼鳞云杉难以在 600m 以下地带维持稳定种群的重要原因之一(程东升, 1993)。

另外,外来真菌的传入也可以造成森林群落景观的较大改变。最典型的例子应属北美的栗树疫病。1904 年,在中国本土对板栗不造成严重危害的 *Cryphonectria parasitica* (异名: *Endothia parasitica*) 偶然传入美国。到 1952 年,北美洲全部的大栗树被害,造成阿巴拉契亚森林的破落面貌(Odum, 1971; Anagnostakis, 1986)。

欧洲许多国家森林的衰退(Forest decline)是由一些潜伏性侵染病害(Latent disease)造成的。造成森林衰退的原因主要是大气、水体、土壤等的污染,特别是酸雨的危害。这些因素诱使森林开始衰退,影响树木的正常生长,导致次期性害虫的危害、菌根的衰退等不良后果。一旦这些森林再受到气候剧烈变动的影响,例如风害、霜害、雹灾等等,则促成森林极度衰弱,这时原本对该森林危害性不大的潜伏性病害在衰弱的森林中也会大规模发生,致使森林整片死亡(Manion, 1991)。我国三北防护林体系中,某些地区也不同程度地出现了人工林的衰退,造成该现象的原因既有品种单一、立地条件差等因素,也受到潜伏性病原真菌的严重威胁。例如引起杨树溃疡病的 *Valsa sordida* (无性型: *Cytospora chrysosperma*) 和 *Botryosphaeria dothidea* 等等;引起樟子松枯梢病和红斑病的 *Diplodia pinea* 和 *Dothistroma pini* 等。

森林群落和种群格局的形成除前面所讲过的菌根菌的影响和致病真菌的影响外,还有树栖真菌(*Dendrocola fungi*)及兼性真菌对群落及种群结构的调整作用的影响。这些影响在森林生态系统维持过程中也不容忽视。例如,红松树栖真菌中的铁锈盘菌(*Cenangium ferruginosum*)、混杂芽孢盘(*Tympanis confusa*)等引起的枝干溃疡病(都是潜伏侵染性病害)常常受林分的密度制约;因此,这些病原真菌在某种程度上调节着林分种群的密度。*C. ferruginosum* 一般只生活在红松树冠下层衰弱的枝上,引起枯枝,并不严重影响树木生长,有时也称其为修枝菌;但当林分密度过大,被压木衰弱后,该真菌则可以侵染到主干引起部分红松整株发病死亡,便造成了红松幼树和中龄林木成团簇状死亡,形成了林地中的林窗(Forest gap)(周仲铭等, 1991)。另外,在森林生态系统中,由于真菌异养生活方式的多样性,使得在某种特定环境条件下,某些真菌可以同时出现几种异养生活类型(Arnolds, 1988)。并且在一定程度上具有林分密度的调节作用。例如疣革菌(*Thelephora terrestris*)是云杉苗木及幼树的外生菌根菌,在林地中它的菌丝可延伸到凋落物层进行凋落物的分解,并吸收部分分解的营养供给寄主植物(Corner, 1968)。然而在落叶松林下,一旦林分过密、地表湿度过大时,*T. terrestris* 则侵染落叶松的干基部变成寄生菌,引起落叶松根窒息病发生导致片状林分死亡(中国林业科学研究院, 1984),这样便调节了该林分的密度。

5 小结

综上所述,森林生态系统中的真菌多样性极为丰富。它在恢复退化生态系统和维持生态系统的存在与发展,保持森林生态系统多样性的稳定等方面具有极为重要的作用。真菌作为森林生态系统中必不可少的异养生物类群,其异养生活方式具有多样性。因此,在森林生态系统中真菌多样性也表现出了它们极强的功能多样性。

在生态系统的恢复重建过程中,菌根真菌多样性、致病真菌多样性(特别是种子与苗期的病原真菌)与动物多样性共同作用,促进了森林生态系统的发展,并对系统形成的“岛状”景观产生重要影响。菌根制约性植物的普遍存在(Trappe, 1987, 1992),可充分地说明这一点。故有的学者认为生态系统中的菌根是自然界中 Liebig“最小因子定律”的具体表现(Read, 1991)。在森林生态系统中,菌根还是维系种内、种间关系的桥梁,如源—汇关系(Trappe, 1992)。森林生态系统中的菌根真菌可促进植物的养分和水吸收,促进植物生长,增加抗逆能力,并维持植物的正常生长。

病原真菌控制着森林生态系统的种群数量及大小和群落的动态过程,并且促进和保持着种群的适应性、遗传变异性、限制着种的分布与群落的物种多样性(Dickman, 1992),也是植物生命进程中的活体分解者。

真菌几乎参与森林生态系统所有有机体的分解,并将降解的绝大部分产物归还到生态系统之中,以便供给系统再利用。因此,真菌多样性构成了森林生态系统中的腐屑食物链,是森林生态系统中物质循环的主要组成部分。

森林生态系统中不论是个体生态学或是群体生态学现象,始终伴随着真菌的直接或间接参与。因此,几乎所有的生态学过程和生态学现象都受到真菌的深刻影响。

参 考 文 献

- 王云等. 1983. 东北地区树木外生菌根真菌名录. 森林生态系统研究, 3: 198—214
- 中国林业科学研究院. 1984. 中国森林病害. 北京: 中国林业出版社
- 庄剑云. 1994. 菌物的种类多样性. 生物多样性, 2(2): 108—112
- 邵力平等. 1984. 真菌分类学. 北京: 中国林业出版社
- 周仲铭等. 1991. 林木病理学. 北京: 中国林业出版社
- 郭秀珍, 毕国昌. 1989. 林木菌根及应用技术. 北京: 中国林业出版社
- 程东升. 1993. 森林微生物生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社
- 魏江春. 1993. 菌物多样性、系统性及其对人类发展的意义. 生物多样性, 1(1): 23—25
- McNeely, J. A. 等编著. 1990. 李文军等译. 1992. 保护世界的生物多样性. 见中科院生物多样性委员会. 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 1—194
- Odum, E. P. 1971. 孙儒泳等译. 1981. 生态学基础. 北京: 人民教育出版社
- Solbrig, O. T. 1991. 马克平译. 1992. 生物多样性—有关的科学问题与合作研究建议. 见中科院生物多样性委员会. 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社. 195—236
- 程东升. 1989. エゾマツの天然更新な阻害する種子の地中腐敗病. 北海道大学林研报, 44: 175—188
- Alexander, H. M. 1992. Fungal pathogens and the structure of plant populations and communities. In Carroll, G. C. & Wicklow, D. T. (eds.). *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*, 481—497
- Allen, E. B. and Allen, M. F. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and environ. In Grace, J. B. and G. D. Tilman (eds.). *Perspectives on Plant Competition*. New York: Academic Press, 367—389
- Allen, M. F. 1988. Reestablishment of VA mycorrhizae following sever disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and asubalpine volcano. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 94B: 63—71
- Allen, M. F. and MacMahon, J. A. 1984. Reestablishment of Endogonaceae on Mount St. Helens: survival of residuals. *Mycologia*, 76: 1031—1038

- Amaranthus, M. P. et al. 1989. Interaction effects of vegetation type and pacific madrone soil inocula on survival, growth, and mycorrhiza formation of Douglas—fir. *Can. J. For. Res.*, 19: 550—556
- Anagnostakis, S. L. 1986. Diversity of vegetative compatibility groups of *Cryphonectria parasitica* in Connecticut and Europe. *Plant Disease*, 70(6): 536—538
- Arnolds, E. 1988. Status and classification of fungal communities. In Barkman, J. J. and Sykora, K. V. (eds.). *Dependent Plant Communities*. Netherlands: SPB Academic Publishing, 153—165
- Barr, D. J. 1992. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist. *Mycologia*, 84(1): 1—11
- Bjorkman, E. 1960. *Monotropa hypopitys* L., an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant.*, 13: 308—327
- Borchers, S. L. et al. 1990. Growth and ectomycorrhiza formation of Douglas—fir seedlings grown in soils collected at different distances from pioneering hardwoods in southwest Oregon clear—cuts. *Can. J. For. Res.*, 20: 712—721
- Brink, V. C. 1964. Plant establishment in the high snowfall alpine and subalpine regions of British Columbia. *Ecology*, 45: 431—438
- Carpenter, S. E. et al. 1987. Observations of fungal succession in the Mount St. Helens devastation zone, 1980—1983. *Can. J. Bot.*, 65: 716—728
- Cazares, E. et al. 1990. Alpine and subalpine fungi of the Cascade Mountains. I. *Hymenogaster glacialis* sp. nov.. *Mycotaxon*, 38: 245—249
- Cooke, R. C. and Raner, A. D. M. 1984. *Ecology of Saprotrophic Fungi*. New York: Longman Inc.
- Cooper, W. S. 1926. The fundamentals of vegetational change. *Ecology*, 7: 391—413
- Corner, E. J. H. 1968. A monograph of Thelephora (Basidiomycetes). *Beih. Nova. Hedwigia*, 27: 1—110
- Dickman, A. 1992. Plant pathogens and long—term ecosystem changes. In Carroll, G. C. & Wicklow, D. T. (eds.). *The Fungal Community, Its Organization and Role in the Ecosystem*. New York: Marcel Dekker, 499—520
- Dighton, J. & Mason, P. A. 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In Moore, D. et al. (eds.). *Developmental Biology of Higher Fungi*. New York: Cambridge Univ. Press. 117—139
- Fogel, R. et al. 1978. Fungus consumption (mycophagy) by small animals. *Northwest Sci.*, 52: 1—31
- Frankland, J. C. 1981. Mechanisms in fungal successions. In Wicklow, D. T. and G. C. Carroll (eds.). *The Fungal Community, Its Organization and Role in the Ecosystem*. New York: Marcel Dekker, 403—426
- Frankland, J. C. 1992. Mechanisms in fungal successions. In Carroll, G. C. and D. T. Wicklow (eds.). *The Fungal Community, Its Organization and Role in the Ecosystem*. (2nd ed.). New York: Marcel Dekker, 383—401
- Gemma, J. N. et al. 1990. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. *Amer. J. Bot.*, 77: 1193—1200
- Grime, J. P. et al. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 328: 420—422
- Harley, J. L. 1971. Fungi in ecosystems. *Journal of Ecology*, 59: 653—668
- Hawksworth, D. L. & Greuter, W. 1989. Report of the first meeting of a working group on lists of names in current use. *Taxon*, 38: 142—148
- Hawksworth, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res.*, 95(6): 641—655

- Hawksowrth, D.L. et al. 1983. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. (seventh ed.) UK: CMI. Kew
- Huson, H. J. 1980. *Fungal Saprophytism*. (2nd ed.). UK: Edward Arnold
- Isaac, S. 1992. *Fungal—Plant Interactions*. London: Chapman & Hall, 316—327
- Kost, G. 1992. Macrofungi on soil in coniferous forests. In Winterhoff, W. (ed.). *Fungi in Vegetation Science*. Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 79—111
- Lewis, D. H. 1973. Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biological Reviews*, 48: 216—278
- Lewis, D. H. 1974. Micro—organisms and plants: the evolution of parasitism and mutualism. *Symposium of the Society for General Microbiology*, 24: 367—392
- Manion, P. D. 1991. *Tree Disease Concepts*. New Jersey: Prentice—Hall Inc.
- Maser, C. et al. 1978. Fungal—small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology*, 59: 799—809
- Mason, P. A. et al. 1982. Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). *Forest Ecology and Management*, 4: 19—37
- Matthews, J. A. 1979a. The vegetation of the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. I. Introduction and approaches involving classification. *J. Biogeogr*, 6: 17—47
- Matthews, J. A. 1979b. The vegetation of the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway. II. Approaches involving ordination and general conclusions. *J. Biogeogr*, 6: 133—167
- Meyer, F. H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in native and man —made forests. In Marks, G. C. and T. T. Kozłowski (eds.). *Ectomycorrhizae, Their Ecology and Physiology*. New York: Academic Press, 79—105
- Miller, O. K. Jr. 1982. Taxonomy of ecto— and ectoendomycorrhizal fungi. In Schenck, N. C. (ed.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Amer. Phytopath. Soc. St. Paul MN.
- Newman, E. I. 1988. Mycorrhizal links between plants: functioning and ecological significance. *Adv. Ecol. Res.*, 18: 243—270
- Oliver, D. D. et al. 1985. Disturbance patterns and forest development in a recently deglaciated valley in the northwestern Cascade Range of Washington, U. S. A. *Can. J. For. Res.*, 15: 221—232
- Perry, D. A. et al. 1989. Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. *New Phytol.*, 112: 501—511
- Read, D. J. 1984. The structure and function of vegetative mycelium of mycorrhizal roots. In Jennings, D. H. and A. D. M. Rayner (eds.). *Ecology and Physiology of the Fungal Mycelium*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 215—240
- Read, D. J. 1991. Mycorrhizae in ecosystems — nature's response to the "Law of the minimum". In Hawksworth, D. L. (ed.). *Frontiers in Mycology*. UK: CABI, 101—130
- Read, D. J. et al. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytol.*, 88: 341—352
- Read, D. J. et al. 1985. Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In Fitter, A. H. (ed.). *Ecological Interactions in Soil*. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 193—217
- Rose, S. L. 1980. Mycorrhizal associations of some actinomycetenodulated nitrogen—fixing plants. *Can. J. Bot.*, 58: 1449—1454
- Ruehle, J. L. et al. 1979. Fiber, food, fuel, and fungal symbionts. *Science*, 206: 419—422
- Slankis, V. 1973. Hormonal relationships in mycorrhizal development, In Marks, G. C. & T. T. Ko-

- złowski (eds.). *Ectomycorrhizae, Their Ecology and Physiology*. New York: Academic Press
- Sommerville, P. et al. 1982. Plant succession on moraines of the upper Dart Valley, southern South Island, New Zealand. *N. Z. J. Bot.* , 20:227—244
- Swift, M. J. 1982. Microbial succession during the decomposition of organic matter. In Burns, R. G. and J. H. Slater (eds.) . *Experimental Microbial Ecology*. Oxford: Blackwell Sci. Publ. , 164—177
- Trappe, J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* , 28: 538—606
- Trappe, J. M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In Safir, G. K. (ed.). *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. Boca Raton: CRC. Press, 5—25
- Trappe, J. M. 1988. Lessons from alpine fungi. *Mycologia*, 80: 1—10
- Trappe, J. M. et al. 1977. Ecosystematic functions of mycorrhizae. In Marshall, J. K. (ed.). *The Below-ground Ecosystem, A Synthesis of Plant — Associated Processes*. Range Sci. Dep. Sci Ser. No. 26. Fort Collins: Colorado State Univ. , 205—214
- Trappe, J. M. and Luoma, D. L. 1992. The ties that bind: Fungi in ecosystems. In Carroll, G. C. and Wicklow, D. T. (eds.) . *The Fungal Community, Its Organization and Role in the Ecosystem* (2nd ed) . New York: Marcel Dekker, 17—27
- Vreeland, P. et al. 1981. Mycorrhizal symbiosis of *Sarcodes sanguinea*. *Envir. and Exper. Bot.* , 21: 15—25
- Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, 163: 150—160
- Wood, D. M. et al. 1990. Ecological constraints to seedling establishment on the pumice plains, Mount St. Helens, Washington. *Amer. J. Bot.* , 77: 1411—1418
- Zak, B. 1973. Classification of ectomycorrhizae. In Marks, G. C. and T. T. Kozłowski (eds.). *Ectomycorrhizae, Their Ecology and Physiology*. New York: Academic Press, 43—78
- Zak, B. 1976a. Pure culture synthesis of bearberry mycorrhizae. *Can. J. Bot.* , 54: 1297—1305
- Zak, B. 1976b. Pure culture synthesis of pacific madrone ectendomycorrhizae. *Mycologia*, 68: 362—369

第十四章 小型哺乳动物在生态系统中的作用

张知彬

1 前言

生物多样性的保护愈来愈受到世界各国的重视。因为除了生物多样性是人类生存所必需的生活要素外,它在维持区域性,乃至全球生态系统平衡和稳定上起着十分重要的作用。

生物多样性的保护从生态系统出发肯定了每一个物种,或每一类群的物种在维持生态系统的结构和功能上都起着一定,甚至不可替代的作用。这是因为:(1) 现存的自然生态系统是亿万年长期进化适应的结果,其结构和功能是较优或最优的;(2) 每一个物种或每一类物种都与其它物种保持着密切联系,常常是协同进化的结果。有些是直接联系如食物链关系,有些是间接关系如通过竞争、养分循环或能量流动影响其它物种。间接作用往往要通过较长的时间才能表现出来,不易被人们所注意和观察到,因而也极易被忽视。

人类对物种在生态系统中的作用认识不清,也是加剧生物多样性减少的一个重要原因。但是当大规模物种灭绝带来区域性生态灾害频繁发生时,人们终于认识到物种不是孤立的,它们在维持人类生存的生态环境上是至关重要的。

对生态系统的认识仍然停留在定性或推测的分析,非常缺乏实际的观测与验证。一个生态系统是十分复杂的,如果去除某种或某类动物之后,该区域的生态系统结构和功能上究竟有什么变化?生态系统对生物多样性的消失有多大的容忍限度?.....等等。这些问题,都有待进一步的实验观测,以便为生物多样性保护和持续利用提供依据。

通常,研究某一类物种在生态系统中的作用有三种方法:(1) 长期观测:定点定期调查和监测生态系统各类组分的变化及其与目标物种的关系;(2) 去除实验:研究去除目标物种后生态系统其它组分及功能变化特征,同时与对照区比较。这种方法易发现问题,是一种较好的方法;(3) 模型分析:借助系统分析和计算机模拟技术,预测生态行为。但是,由于非线性关联,复杂性系统具有较大的不可预测性。

由于小型哺乳动物种类多,数量大,分布广,且实验观测方便,易操作,在研究物种对生态系统的作用上很受生态学家的注目。本文拟以它们为例,着重介绍它们在生态系统中的作用方面的研究结果,旨在说明生物多样性保护的重要性。限于篇幅,本文的小型哺乳动物主要指啮齿类和兔类。

2 小型哺乳动物及其在生态系统中的位置

小型哺乳动物(Small mammals)体型较小,体重一般小于2公斤。这类动物有许多共性如栖息在洞穴或洞巢内,有挖掘活动,繁殖力高,存活率低,扩散能力强,数量波动大等。

小型哺乳动物多为食植动物或杂食类动物，是生态系统中重要的初级消费者。它们与其它类群的食物链关系主要有分解者、天敌、寄生物、猎物(图 1)，它们处在生态系统的中心位置。

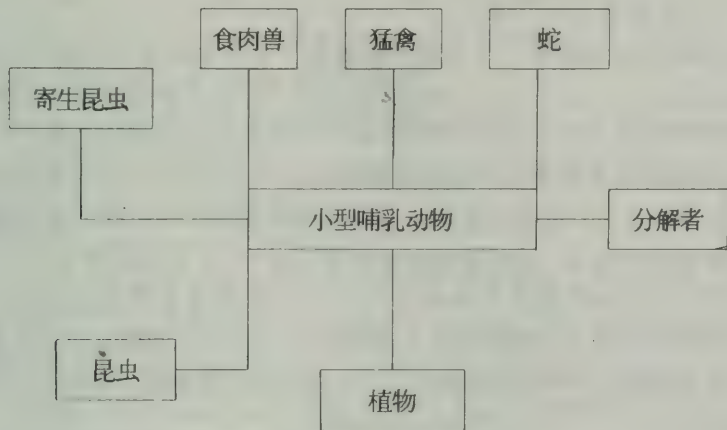


图 1 小型哺乳动物在生态系统中的位置

小型哺乳动物还通过养分循环等间接作用与更多的物种相关联。可见，小型哺乳动物通过食物链或网及间接作用几乎和生态系统中所有物种发生联系。

根据其生活习性与特点，以及它们在生态系统中的位置，小型哺乳动物对生态系统结构和功能的影响主要有挖掘活动、食植作用、生态循环作用及与其它动物的关联作用。

3 挖掘活动的影响

挖掘活动是小型哺乳动物的一个重要特征。许多种类如囊鼠、鼯鼠是地下活动者，挖掘活动十分频繁。

挖掘活动既有不利的一面也有有利的一面。不利表现为挖掘破坏植物根系，埋没地表植被。严重时可能造成沙化和水土流失。有利表现为疏松土壤，加快地表与地下物质交换，利于地表植物枯枝落叶的分解等。

据估算，欧洲的鼯鼠(*Talpa europa*)和囊鼠(*Thomomys talpoides*)每年每公顷掘土量在 4~55 吨之间(Abaturov,1972; Ellison,1946)。囊鼠掘土可覆盖 18% 的草场(Turner 等, 1973)。

Abaturov(1972)测定了土堆中无机成分的变化，发现其无机成分明显比地表物质中多。土堆中的石膏、碳酸钙具有去盐碱化作用。在盐碱土里，只有啮齿动物废弃的土堆上才生长许多狭盐性的植物，且植物净生产量(NPP)要比其它地段多 13%~45%。

地表的土堆虽然能埋没一些植物，但同时又给另外的一些种类以生存空间。一些草本植物如蒲公英(*Taraxacum*)，草莓(*Fragaria*)，梯牧草(*Phleum*)便喜生于囊鼠的土堆上。有些种类，尤其是根茎植物常常通过土堆来扩展其分布空间(Ellison 和 Aldous,1952)。

我国青海高寒草甸的高原鼯鼠 (*Myospalax bailegi*)挖掘活动形成大量土丘，不仅使草

原生产力下降,而且还引起植物群落演替(边疆晖等,1991)。

小型哺乳动物的废弃洞还为其它动物提供了栖居场所。许多蜘蛛在洞口编织蜘蛛网以捕获昆虫。蛇、鼬及一些鸟类也利用废弃洞巢作为栖息场所。

4 食植作用

4.1 对植物生产力的影响

当小型哺乳动物数量太高时,常引起过度啃食,造成植物生产力的下降。Thompson (1955)发现,在旅鼠(*Lemmus trimucronatus*)暴发期,生长季节的植物净生产量要比围栏对照区或低数量年份减少 30~50%。在冬季,66~99%的植物茎部被咬断。

美国旧金山沿海的草原田鼠有 4 年周期数量波动,密度在 62~395 只/公顷 (Batzli 和 Pitelka,1970)。自然状况下,植被覆盖度比去除田鼠实验区少 15.3%,植被高度低 8.2%。在干旱季节,这种差异更明显。植被覆盖度和高度分别少 34.3%和 39.5%。

Fitch 和 Bentley (1949)通过 8 年研究发现,围栏内囊鼠(*Thomomys bottae*),黄鼠(*Citellus beechegi*)等可使生长后期的绿色植物减少 16~35%。植物减少量大约是它们食量的 10 倍。这说明,对植物生产力的影响还不仅仅是由于对取食部分的作用。其它活动如挖掘、啃咬等影响更大。

兔类对植物的啃食压力是很大的。据估计,每 5~15 只 2 公斤左右的兔子相当于一只羊的啃食作用(Wodzick,1950)。在我国青海高寒草甸,每亩载畜量 3 只/公顷左右。去除鼠类后,载畜量可提高至 4.5 只/公顷。

在大部分或正常情况下,小型哺乳类对植物生产力的影响并不是完全不利的。有许多实验表明,适度的啃食不仅不减少生产力,反而会提高生产力。Spitz(1968)发现,苜蓿在 6 月份收割一次后,其 10 月份的产量要比不收割的产量高 10 倍以上。在 6 月份收割一次的情况下,有田鼠啃食作用时,苜蓿生产量与无田鼠啃食作用时的生产量大致一样。这说明田鼠取食的植物部分完全被补偿了;当 6 月份未采取收割措施时,田鼠的存在使生产量提高 32 克/平方米。收割与田鼠啃食两组实验结果均表明,苜蓿对适度啃食具有较强的补偿力(表 1)。

表 1 苜蓿产量(克/平方米)与啃食强度的关系

处理	田鼠存在	田鼠不存在	平均
6 月份收割	560	558	559
6 月份未收割	73	41	57

适度啃食对植物生产力提高的机制包括两方面:一是植物有一个最适的叶面积指数,以获得最大生产力。但植物生长时,叶面积指数往往过大,会导致生产力的下降(Daridson 和 Donald,1958)。因此,适度啃食有可能增加植物生产力。最近发现,小型哺乳动物对植物叶片的机械性损伤以及唾液、口腔下颌腺的某种因子可引起植物净光合速率的变化,对啃食产生补偿作用。二是小哺乳动物的活动及粪便于于养分循环及地表植物枯枝落叶的分解。从而刺激了净生产量的增加。Schultz(1969)研究发现,去除旅鼠 13 年后,实验区生物分解速度及净生产力都降低了很多。

4.2 对植物群落的影响

小型哺乳动物喜食植物的变化通常是引起植物群落组成变化的主要因素之一。对每种

动物来讲，喜食的种类仅有几种。例如，内蒙古布氏田鼠食物有 33 种之多，但主要喜食羊草(*Aneurolepidium chinense*)，冷蒿(*Artemisia frigida*)等 6 种植物，几乎占采食植物种类的 80%(周庆强等,1992)。

兔类对植物的啃食压力极大，其喜食种类会变得异常稀少(Harper,1969)。在新西兰，兔子对植物群落的影响是决定性的。它们单独便可形成极强的放牧压力，并导致草场裸露和退化。兔子对多年生植物尤为不利。但却有利一年生杂草的生存和繁衍，极大地改变了植物的组成(Gibb 等,1978)，甚至改变地区的生态景观。Harper(1969)报道，除去兔子后草原演变成了灌丛，净初级生产力也有了很大提高。

小哺乳类的食物选择性必然会影响到植物的多样性。Fitch 和 Bentley(1949)发现，松鼠主要取食一种优势植物大牻牛儿苗(*Erodium botrys*)，使其覆盖度从 65%降低至 25%，从而增加了植物均匀度和多样性指数。

4.3 对植物种子及其扩散和分布的影响

许多种小哺乳动物喜食植物种子，对种子的取食具有放大作用。因为同等重量的种子要比茎叶根重要得多。种子数量的减少既降低了生产量，又改变了植物群落的组成。

鼠类主要取食散落在地表上的种子。Shaw(1968)发现 98% 的散落在地上的松果被鼠类在 48 小时内吃掉。Radvanyi(1970)实验发现，6 月份云杉的种子散落在地上后，到 10 月份 46% 云杉种子被鼠类和鼯 吃掉。但自 11 月份至下年的 7 月份，由于积雪和埋入土中，仅有 16% 的种子被它们吃掉。

小哺乳动物对种子的取食是否会影响森林更新及恢复尚有争议。一种意见认为种子大量减少不会影响森林的更新。因为在自然的情况下，仅需很少的一部分种子发芽便可满足森林更新的需要。另一种意见则相反。对于比较成熟的森林，小型哺乳动物的作用可能小些。但对于发育早期的森林，种子的减少可能影响森林更新和发育。

小型哺乳动物对种子的影响并非都是不利的。由于它们在取食过程中经常将种子贮存在洞穴或掩埋在地下，这一习性有利于植物种子的萌发。Griffin(1971)认为美国加州櫟树(*Quercus douglasii*)和 *Q. lobata* 坚果很难在地表自然萌发。小型哺乳动物的挖掘活动对这些树种更新起着关键作用。

事实上，许多植物的种子都较重，没有鸟兽协助扩散，种群是没有发展余地的。这样会导致近亲繁殖及无法开拓新的生存环境。在北京地区的森林生态系统中，山杏(*Prunus armeniaca* var. *ansu*)是一种分布广泛的优势灌木，其种子是大林姬鼠和社鼠喜爱的食物，在它们洞穴内常发现大量贮存的山杏种子。可以肯定，鼠类在促进山杏扩展分布上起着关键作用。

小型哺乳类还通过其粪便来实现植物种子的扩散。这种方式下幼苗存活率很高，利于开拓严酷恶劣的生存环境。Brown(1947)发现，美国堪萨斯(Kansas)的兔子粪便上萌发许多幼苗。因此，许多植物果实既鲜艳，又营养丰富，以招引动物取食，帮助它们实现扩散。

很多植物种子表面长有细毛和倒钩小刺。这是动植物长期协同进化而来的产物，其主要功能是借助兽类皮毛传播种子。

5 生态循环作用

5.1 养分循环

小型哺乳动物由于代谢快, 周转率高, 很可能在养分循环中起着重要作用。但详尽研究却很少。

Golley(1973)认为草原生态系统中, 啮齿动物对促进养分循环起着十分重要的作用。但 Potter(1974)发现, 在森林生态系统中, 鼠类对整个生态系统可利用养分的贡献从数字上来看并不太大。例如在美国 Hubbard Brook 流域的森林生态系统中, 鼠类对养分的作用是: N 占 1.2%, P 占 2.6%, Ca 占 0.2%, Mg 占 0.5%。若考虑到鼠类占整个生态系统总物种数的比例, 鼠类对养分循环的贡献就不能算小了。

小型哺乳动物的取食、挖掘等活动对养分循环还有间接作用。散落在地表的植物枯枝落叶不易直接分解, 在它们的作用下可加速腐败和分解。

5.2 能量流动作用

在美国 Hubbard Brook 森林生态系统中, 小型鼠类 (*Peromyscus maniculatus*, *Napaeozapus insignis* 和 *Clethrionomys gapperi*) 的年能流量为 9.2×10^4 千卡 / 公顷 / 年 (Potter, 1976), 占地表初级生产力的 0.3%。

在大部分森林生态系统中, 啮齿类能流量一般小于 0.5% (Ryszkowski, 1969, 1970; Grodzinski 等, 1969, 1970)。但在云杉林生态系统中, 能流可达 1.4%~2.2% (Grodzinski 等, 1960, 1970; Hansson, 1971)。

在沙漠生态系统中, *Dipodomys merriami* 的能流量占净初级生产力的 6.1% (Soholt, 1973)。Gebczynska(1970)发现, 在干涸的泥炭沼泽地 (Peat bog), 仅 *Microtus oeconomus* 的能流量便占 3.2%。

草原生态系统中, 啮齿类能流比重很大。例如在我国青海高寒草甸和内蒙古典型草场, 鼠类的能流占 20% 以上 (周兴民等, 1993)。

需要指出的是, 仅用能流大小来评价某类物种在生态系统中的作用是不够的。Chew (1976)认为部分能流或物流本身并不能说明其作用, 关键是要了解这部分能物流的变化是如何影响整个生态系统能流和物流的变化的。

Odum 和 Odum (1976)提出能量比率的概念, 即它是部分能流与其所控制能流之比的倒数。能量比率越大, 说明其作用越大。通过小型哺乳动物的能流来自植物不同的组织或器官, 这些组织和器官虽然在能值上差异不大, 但在影响植物生产力上显然是不一样的。例如啮齿类啃食种子要比取食同样能值大小的茎叶或根对植物的影响大; 另一方面, 小型哺乳动物还通过间接作用如养分循环等影响其它生物类群的能流。所以, 在评价小型哺乳动物作用时要考虑它的能流对整个生态系统各组分能流变化的影响。同样道理, 在考虑养分循环作用时也是这样。

6 对其它动物的影响

大部分的小型哺乳动物处在生态系统中食物链的中节, 显然它与其猎物和天敌或寄生物有密切关系。

许多种类的天敌如鸮和鼬是非常专一的捕食者, 80%~90% 的食物是鼠类, 因而其数量动态与鼠类密切相关。其它天敌如狐和獾等食物中小哺乳动物也占有一定比例。在某种情况下, 啮齿动物可能是昆虫数量调节的一个重要因素, 作为捕食者, 它们在维持昆虫物种多样性和均匀性上也起着较重要的作用。

许多节肢动物作为中间宿主是各种鼠类携带疾病如霍乱、鼠疫、出血热等的传播者。当鼠类密度增高时,鼠类个体之间的交流接触机会增多造成疫情发生,甚至波及其它动物。因此,鼠类不仅对生态系统,而且对人类社会的影响也是不可低估的。

7 小结

小型哺乳动物在维持正常的生态系统结构和功能上是不可缺少的。如果没有它们的存在,不利于养分的循环,阻碍植物的正常生长发育,不利于植物开拓新的生存环境和扩大分布区,会造成其它动物如天敌灭绝或多样性下降。但是,当它们数量过高时(指某时期或地区)又会暂时地引起植物生产力和多样性下降。人类活动的扰动如过度放牧、森林火灾或垦荒等也是触发小型哺乳动物数量暴发的重要因素,并有可能造成植被沙化和退化,使生态系统走向恶性循环。

参考文献

- 边疆辉,王权业,施银柱. 1991. 高原鼯鼠土丘植被的初始形成与土丘覆盖下原有植被的关系. 高寒草甸生态系统, 3:181—188
- 周兴民,王启基. 1993. 高寒草地资源调控策略与持续发展. 见陈昌笃(主编). 持续发展与生态学,北京:中国科学技术出版社, 88—93
- 周庆强,钟文勤,王广和. 1992. 布氏田鼠(*Microtus brandti*)的食物与食量. 草原生态系统研究, 4:61—67
- Abaturov, B. D. 1972. The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia*, 12:261—266
- Batzli, G. O. and F. A. Pitelka. 1970. Influence of meadow mouse populations on California grassland. *Ecology*, 51:1027—1039
- Brown, H. L. 1947. Coaction of jack rabbit, cottontail and vegetation in a mixed prairie. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 50:28—44
- Chew, R. M. 1976. The impact of small mammals on ecosystem structure and function. In D. P. Snyder (ed.). *Population of Small Mammals Under Natural Conditions*, 5: 167—181
- Davidson, J. L. and C. M. Donald. 1958. The growth of swards of subterranean clover with particular reference to leaf area. *Aust. J. Agri. Res.*, 9:53—72
- Ellison, L. 1946. The pocket gopher in relation to soil erosion on mountain range. *Ecology*, 27:101—114
- Ellisen, L. and C. M. Aldous. 1952. Influence of pocket gophers on vegetation of subalpine grassland in central Utah. *Ecology*, 33:177—186
- Fitch, H. S. and J. R. Bentley. 1949. Use of California annual— plant forage by range rodents. *Ecology*, 30:306—321
- Gebczynska, Z. 1970. Bioenergetics of a root vole population. *Acta Theriol.*, 15:33—66
- Gibb, J. A., C. P. Ward, and G. D. Ward. 1978. Natural control of a population of rabbits, (*Oryctolagus cuniculus*) for ten years in the Kanran enclosure. *DSIR Bulletin*, 223:1—89
- Golley, F. B. 1973. Impact of small mammals on primary production. In J. A. Gessaman (ed.). *Ecological Energetics of Homeotherms*. Utah State Univ. Press Monogr. Series, 20: 142—147
- Grodzinski, W., B. Bobek, A. Drozd, and A. Gorecki. 1969/1970. Energy flow through small mammal populations in a beech forest. In K. Petrusewicz and L. Ryszkowski (eds.). *Energy Flow Through Small*

Mammal Populations. PWN—Polish Scientific Publishers, Warsaw, 291—298

Griffin, J. R. 1971. Oak regeneration in the Upper Carmel Valley California. *Ecology*, 52:862—868

Hansson, L. 1971. Estimates of the productivity of small mammals in south Swedish spruce plantation. *Ann. Zool. Fenn.*, 8:118—126

Harper, J. L. 1969. The role of predation in vegetation diversity In C. M. Woodwell and H. H. Smith (eds.). *Diversity and Stability in Ecological Systems, Brookhaven Symposia in Biology*, 22: 48—62

Odum, H. T. and E. C. Odum. 1976. *Energy Basis for Man and Nature*. New York: McGraw Hill Book Co.

Potter, G. L. 1974. *The Population Dynamics, Bioenergetics, and Nutrient Cycling of Three Species of Mice in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire*, U. S. A. Ph. D. Thesis, Dartmouth College, Hanover, New Hampshire

Potter, G. L. 1976. The effect of small mammals on forest ecosystem structure and function. In D. P. Snyder (ed.). *Population of Small Mammals Under Natural Conditions*. 5: 167—181

Radványi, A. 1970. Small mammals and regeneration of white spruce forests in west Alberta. *Ecology*, 51:1102—1105

Ryszkowski, L. 1969/1970. Estimates of consumption of rodent population in different pine forest ecosystems. In K. Petrusewicz and L. Ryszkowski (eds.). *Energy Flow Through Small Mammal Populations*. Warsaw: PWN—Polish Scientific Publishers, 281—289

Schultz, A. M. 1964. The nutrient— recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to the arctic microtine cycles. In D. J. Crisp (ed.). *Grazing in Terrestrial and Marine Environments*. *Brit. Ecol. Soc. Symp.* 4:57—68

Shaw, W. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petrae*) in North Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *J. Ecol.*, 56:565—583

Sohlot, L. F. 1973. Consumption of primary production by a population of kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) in the Mojave Desert. *Ecol. Monogr.* 43:357—376

Spitz, F. 1968. Interaction entre végétation épigée d'une luzernière et des populations encluse ou non encluse de *Microtus arvalis* Pallas. *Terre Vie*, 1968: 274—306

Thompson, D. Q. 1955. The role of food and cover in population fluctuation of the brown lemming at Point Barrow, Alaska. *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 20:166—176

Turner, G. T., R. M. Hansen, V. H. Reid, H. P. Tietjen and A. L. Ward. 1973. Pocket gopher and Colorado mountain rangeland. *Colorado State Univ. Exp. Stat. Bull*

Wodzicki, K. 1950. Introduced mammals of New Zealand. *N. Z. Department of Scientific and Industrial Research Bulletin*, 98:1—255.

第三篇 保护与持续利用

第十五章 生物技术与生物多样性的保护和持续利用

钱迎倩

1 引言

1992年5月22日由世界很多国家参加在内罗毕召开的会议上通过了全球《生物多样性公约》。随后,同年6月5日在巴西里约热内卢举行的联合国环境与发展大会上,有153个国家首脑在该《公约》上签了字。《公约》要求缔约国的政府的批准,并按第36条规定,在第30个缔约国政府批准并递交加入书后的三个月才正式生效。李鹏总理代表我国政府在《公约》上签了字,在第七届全国人民代表大会常务委员会第28次会议上又讨论并批准了《公约》,这样我国已正式成为生物多样性公约缔约国。中国是在国际上批准《公约》较早国家之一。到1993年11月已有包括亚洲的中国、日本、蒙古,大洋洲的澳大利亚、新西兰等绝大多数国家,欧洲的丹麦、德国、挪威,北美的加拿大,非洲的几内亚、毛里求斯、津巴布韦,拉丁美洲的墨西哥、秘鲁等等31个国家的政府的批准,并递交了加入书。蒙古人民共和国在1993年9月30日是第30个批准的国家,因此《公约》生效的日期是1993年12月29日。

《公约》生效后,按照第6条的规定每一缔约国要为保护和持续利用生物多样性制定国家战略、计划和方案,并可能将生物多样性的保护和持续利用纳入有关的部门或跨部门的计划、方案和政策中去,从而实现《公约》所规定的目标。《公约》第一条“目标”的内容如下:“本公约的目标是按照本公约有关条款从事保护生物多样性、持续利用其组成部分以及公平合理分享由利用遗传资源而产生的惠益;实现手段包括遗传资源的适当取得及有关技术的适当转让,但需顾及对这些资源和技术的一切权利,以及提供适当资金”。

《公约》目标中两处提到技术的问题,在《公约》的条款中有十多处都谈到技术,并明确指出技术是包括生物技术。其中第16条则论述“技术的取得和转让”,第18条论述“技术和科学合作”,第19条又是专门论述“生物技术的处理及其惠益的分配”。《公约》中提到的生物技术与其目标和内容中涉及到的遗传资源、技术转让、利益分享以及知识产权密切相关。此外与生物技术有关的还涉及到由生物技术改变的任何活生物体(例如转基因生物等)的释放、安全转让、处理和使用,这些在《公约》中也都有叙述(马克平等,1994)。以上种种说明了生物技术与生物多样性的保护和持续利用有着密切的关系。

2 生物技术对生物多样性的依赖

在《公约》的第2条“术语的使用”上,对生物技术有专门的定义,即“生物技术是指使用

生物系统、生物体或其衍生物的任何技术应用,以制作或改变产品或过程以供特定用途”。实际上,生物技术本身早就不是什么新鲜事物,上千年来人类一直在对有机体进行操作,最初是进行动、植物的选种、育种,利用微生物进行发酵,如酱油等豆类加工产品,以及面包或奶酪等等。这些传统的技术在世界上某些地区、农村或在某些领域上,一直沿袭到现在还在应用。近几十年来,生物技术有了很大的发展,例如组织培养、细胞融合、胚胎移植以及重组 DNA 技术等等新技术不断涌现。技术的发展已可以使单个植物细胞或者原生质体通过人工培养再生成完整的植株;两个不同种亲本的细胞在实验室里进行融合,可以创造出具有双亲性状的杂种;具有极高经济价值的动物胚胎通过移植在一般的动物中进行发育等等。此外,结合了重组 DNA 技术在酶工程和发酵工程方面也有了很大的突破。生物技术的内容繁多,但其中最重要的领域或当今人们最关心的领域是从 20 世纪 70 年代开始的重组 DNA 技术、细胞融合技术和转基因动、植物等类的基因工程技术。人们通过重组 DNA 技术已可能鉴定和分离特有的基因,把它们增强并插入到其它有机体的遗传物质中,从而改变这些机体的遗传组成。在实践上这个技术第一次得到应用是把分离到的人胰岛素基因插入到普通大肠杆菌工程菌中,通过发酵而大量生产出人胰岛素。发达国家中 2/3 的糖尿病患者正是使用重组 DNA 技术所产生的人胰岛素来进行治疗。中国科学院生物化学研究所科学家采用酵母表达胰岛素系统也已成功地大批量、低成本生产出人胰岛素。

至今很多治疗疾病的药物是在投资巨大的反应器中发酵,然后经过提取、纯化等一系列的生产过程来进行生产的,生物技术的发展使科学家想到是否可以用基因工程的途径得到转基因动物来生产药物。这些转基因动物就成为所谓的“生物反应器”。目前这种设想已成为现实,例如英国爱丁堡医药蛋白公司已培育出一种转基因绵羊,其奶中含有一种 α -1-抗胰蛋白酶(AAT),缺少这种酶的人易导致肺穿孔,喝了这种羊奶就可以治疗该症。又如美国加利福尼亚生物技术公司通过基因工程将人的基因转移到牛的体内已取得成功,并且由转基因公牛授精的母牛产下 5 头健壮的牛犊,这些小牛犊均携带有人的 HLF 基因。再一个明显的例子是红细胞生成素(EPO)是人体内最重要的造血生长因子,若肾脏受损就不能产生这种因子而导致贫血,尿毒症患者只能定期血透和输血。目前南京军区军事医学研究所等单位用基因工程方法获得人的红细胞生成素基因片断并插入哺乳动物细胞内,在体外大量繁殖,得到了与人 EPO 结构和功能完全相同的纯蛋白,目前已进入中试阶段。在渔业生产方面,例如人们也在利用分离的抗冻基因转入罗非鱼,目的是使罗非鱼能向北移,在更低的温度下养殖。

在农业生产上人们期望得到优质、高产、抗逆、抗病虫害、少用农药、少施肥的作物品种。基因工程研究的进展已获得了一批从各种转基因植物中筛选出来的具优良性状的植株或后代。例如,利用苏云金杆菌的 Bt 杀虫蛋白基因转入烟草及番茄,得到抗虫率较高的抗虫转基因烟草和番茄;培育出抗多种除草剂、抗烟草花叶病毒、抗黄瓜花叶病毒、抗马铃薯 Y 病毒、抗马铃薯 X 病毒以及抗鳞翅目和鞘翅目害虫的转基因植物,其中包括含苏云金杆菌基因的转基因棉花,这个基因能控制烟青虫、棉铃虫、红铃虫和其它毁坏棉花的鳞翅目幼虫;得到了能增加马铃薯淀粉含量的转基因马铃薯;为了使番茄能耐储藏,得到的转基因番茄只有在外加乙烯条件下才能成熟;从烟草中分离到毡绒层专一表达的基因 TA29,通过一系列技术转化到烟草、油菜等作物中得到了雄性不育的植株;从不为人们所重视而只作为观赏用的仙人掌中分离得抗旱基因,企图能得到抗旱的转基因植物;从萤火虫中分离得萤火虫的发光基

因,导入烟草后已可使再生的烟草植株的叶片发光,当然目前光还太弱。技术的改进将使萤火虫发光基因更明显地发挥作用后导入圣诞树,让圣诞树在黑暗条件下也能发光。

综上所述,基因工程尽管在理论上和技术上还存在许多有待解决的问题,但技术本身已经成熟到一定的程度,使其在农业、林业、医药及环境保护等等方面展现了极其广阔的应用前景。另一方面说明要获得各种各样的转基因动、植物,将大大依赖于生物多样性。从长远看,人类将要大量利用尚未为人们所认识的具重要经济性状的物种多样性及遗传多样性。也就是说,基因工程在人类的经济与社会发展上已起到或即将起到的重大作用已经非常明显,但是以抗虫基因为例,人们所用的基因还非常有限,绝大多数局限于苏云金杆菌,而存在于其它各种生物体内的基因的作用尚未被认识,更谈不上利用。地球上可能存在 500 万~5000 万种生物,而已定名的仅 140 万种。

但是,摆在人类面前一个严峻的现实是人类对赖以生存的地球却在肆无忌惮地加以利用、加以破坏,带来的后果是对生物多样性的毁灭。据世界自然基金会(WWF)一个报告中指出,世界热带森林栖息着世界半数以上的物种。由于人类对木材的需求、经济发展的需要以及对生物多样性永续利用知识的贫乏,热带雨林已遭到大量的砍伐,估计每年有奥地利国土面积大小的热带雨林遭到毁灭。在热带海洋中,清晰、温暖的浅海水体促成了珊瑚礁的形成。由于有持续的营养供应和温暖稳定的条件,使这个生态系统中存在着可与热带潮湿雨林相比拟的多样性。研究资料说明,珊瑚礁生态系统中的生物多样性将为人类的未来提供治疗疑难疾病的药物来源。但由于用炸药来捕鱼以及收集珊瑚用于装饰或建筑材料,使珊瑚礁遭到大面积的破坏,有些地方已经灭绝。在国内,捕食野生动物的情况极为严重并屡禁不止。有资料说明,我国海南海口市 1993 年每月消耗的野生动物约有 18 吨之多,其中包括国家及省级保护动物。据 1992 年时海南省林业局调查,国家一级保护动物长臂猿 50 年代时有 2000 多只,现仅存 10 余只;国家二级保护动物黑熊全岛仅存 50 多只。

美国全球 2000 年报告预测,到 2000 年,地球上所有物种的 15%~20%将会丧失。按保守估计现存物种为 300 万~1000 万种,那么到时我们将失去 45 万~200 万物种。IUCN 植物中心的保守估计,到 2050 年,6 万种植物将要灭绝或濒临灭绝。如按一种植物供养 10~30 种动物计,到 2050 年物种灭绝的总数将为 66 万~186 万种。这个数字要比自然状态下物种灭绝的速度至少高 25000 倍。国际上一些比较权威的一些机构及知名科学家还有一些预测,例如 1990 年时美国哈佛大学的 E. Wilson 等三位科学家提出警告,按目前人口和工业发展的增长率,在今后 50 年内,人类将毁灭地球上二分之一的动、植物物种。Wilson 还认为,即使作出努力来保护世界的生物多样性,物种的四分之一仍将在 100 年内灭绝。英国剑桥的世界保护监测中心(WCMC)在 1993 年指出,全世界有 2.5 万种植物面临灭绝的威胁,另有 1 万种植物已经消亡。

以上的材料或数字尽管不完全准确,但令人确信无疑的是:自然进化赋予人类大量的生物多样性财富正以惊人的速度遭到毁灭;大量的物种或基因在尚未知道其用途前就已在地球上灭绝。因此,从要发挥生物技术巨大潜力的角度来看,保护生物多样性也已经成为生物技术科学工作者的紧迫任务。

3 生物技术在生物多样性保护和持续利用上的作用

上面一节谈的是生物技术对生物多样性的依赖,但是反过来看,生物技术也为生物多样性的

迁地保护,特别是遗传资源的保存提供了可靠的保证。植物优良种质的器官、组织、细胞或原生质体都可在超低温(-196°C)条件下加以保存,技术的发展并可保证一旦需要时它们能再生成完整的植株。动物的胚胎或精子也都可以利用这种技术来保存。此外,生物技术中的DNA指纹技术可以进行新生子代的鉴定,用于繁殖行为的研究。分子标记可以研究不同基因型花粉竞争和更精确地估计种群的遗传多样性。至于生物技术上已常规使用的RFLP(限制长度片段多态)、RAPD(随机扩增多态DNA)技术也在生物多样性保护研究中,特别是遗传多样性研究中应用。

生物技术在生物多样性的持续利用方面也能发挥作用,例如广义的植物组织培养是生物技术的各种技术中相当成熟的一种技术。一些珍稀、濒危而具重要经济价值的植物,则可用极少量的器官、组织甚至细胞、原生质体再生成完整植株,并结合快速繁殖技术进行大量的繁殖,为人类所利用。

所谓的微观生物学和宏观生物学之间的距离正在缩小。美国国家科学基金会和能源部近年来召开了一系列小型讨论会,目的是在促进分子生物学家和生态学家之间的对话。《分子生态学(Molecular Ecology)》刊物在近年来已面世。这些都说明了依赖于近代分子生物学进展而发展起来的生物技术与生物多样性保护与持续利用之间的关系是越来越密切了。

4 生物技术改变的活生物体的使用、释放及安全转让

所谓由生物技术改变的活生物体往往指的是用基因工程的技术获得转基因生物。在不同的文献中也有的称工程生物或经遗传修饰的有机体,但都是同一个含义。有关生物技术改变的活生物体的使用释放问题在《公约》第8条,就地保护的(g)款上专门有叙述,“制定或采取办法酌情管制、管理或控制由生物技术改变的活生物体在使用和释放时可能产生的危险,即可能对环境产生不利影响,从而影响到生物多样性的保护和持续利用,也要考虑到对人类健康的危险”。其实《公约》第8条中所提到的问题早在70年代初期,即分离特种基因并将它们导入到其它有机体技术发展的早期,一些科学家已对与重组DNA研究有关的潜在生物学和生态学危险以及释放到环境中所带来的潜在危害表示担心。归纳起来大概有以下几点:

●有人担心当某种生物的遗传组成经过修饰或它们的基因组与其它生物体交换而演变成有毒的病原体;

●转基因作物的基因有可能自然转移到这个作物的野生和杂草近亲中去,特别是当它们被释放到该作物的遗传多样性中心或接近该中心时,其后果更是难以预料的;

●以抗虫转基因作物来说,目前绝大多数是集中在使用苏云金杆菌的基因。在许多作物上广泛地应用如此狭窄的抗性来源,会使作物变得非常脆弱,害虫和病原体一旦克服如此单一的抗性来源,将造成作物的大面积减产;

●释放经过遗传修饰的微生物是一个更为复杂的问题。目前绝大多数的微生物尚未得到鉴定、定名或研究,但对于微生物不同种、属之间的自然基因转移比较频繁这一点人们是知道的。新插入的带有明显选择优势的基因会在整个微生物界传播,这会造成对某一些经遗传修饰的微生物的长期影响的评估带来困难。

关于生物技术产物或经遗传修饰生物的释放等是人们普遍关注的问题,在由世界资源研究所(WRI)、国际自然与自然资源保护联盟(IUCN)、联合国环境规划署(UNEP)联合主

持出版的《全球生物多样性策略》中专栏 13,专门谈到最大限度地减小生物技术对社会和生态的潜在危险。其中指出了八个方面的准则,目的在于克服在新的生物技术发展、检测和使用过程中,如不很好地加以调节可能存在的潜在负效应。专栏 13 中并提出要求,“在国家、地区及国际水平上建立更为详细的准则是 90 年代的优先重点”。

转基因生物对整个生态系统将会带来什么样的长期影响,这方面尚未积累足以说明问题的科学依据。但是,尽管不是转基因生物,盲目引入外来种对某个生态系统以及生物多样性都会造成破坏。因此在《公约》第 8 条“就地保护(h)防止引进、控制或消除那些威胁到生态系统、生境或物种的外来物种。”造成损失的在国内外都不乏例子。突出的例子登载在 1990 年 10 月 22 日中国农牧渔业报上,黄舟维撰写的“谁能除掉大米草”一文中提到,福建省霞浦县东吾洋沿岸 14 万亩滩涂,1983 年时从美国引进大米草,认为可护堤、喂牛并可作燃料。原先该滩涂生态系统中有 200 多种生物,其中自然生长的鱼类多种,又是全国养对虾、贝类的试验基地。引进大米草后,由于大米草繁殖力强,生长茂盛,盘根错节,海水涨潮时滩涂生物被冲进草丛而无法逃生,以至蛭、蛤、章鱼、跳鱼等许多水产品濒临绝迹。浮游生物附着滞留在草丛中,致使人工养殖的牡蛎、对虾因海水缺乏营养而产量锐减,不仅破坏了滩涂的生态系统,造成生物多样性的灭绝,并带来不可估量的经济损失。另一个很能说明问题的例子是 60 年前,美国政府为了排干沼泽地带的水,从澳大利亚引进了吸水量极大的白千层属乔木,并在沼泽地带广泛种植。但这树种生长得非常快,可达 20 米高,繁殖力和生命力也都极强,因此这树种在沼泽地带发展的速度也十分惊人。据估计,如不采取措施进行制止,到 2000 年时,整个国家公园将变成白千层属的乔木公园。造成的后果是沼泽地的水是排掉了,但凡生长这种树的地方,其它植物均无法生存,整个沼泽生态系统遭到破坏。在夏威夷,大约 86 种引种植物严重地危害了当地的生物多样性;一种引进树种现在已经取代了超过 3 万英亩的当地森林(世界资源研究所等, 1993)。

上述大米草的例子是在引进 7 年后发现的问题,而白千层属的例子说明盲目引进外来种的后果要几十年的时间才为人们所重视。转基因生物的使用时间还很短,释放后对人类健康的影响以及会给整个生态系统带来的长期影响的科学根据还不足,因此一些国际组织对此予以很大的关注。例如联合国粮农组织(FAO)1991 年 4 月在罗马召开的植物遗传资源委员会第四届会议所发放的文件——“生物技术和植物遗传资源以及生物技术守则的内容”、“经遗传修饰生物体的处理和释放”一节中有较多的篇幅提到准则与法规的问题。在此报告中提到的多数发达国家已经制定或正在制定国家准则,由于各个国家对生物技术潜在的风险的认识和关心的程度不一样,各国的法规在许多方面又有不同。一些发展中国家也有活跃的国家生物技术计划,但多数还没有制定法规。按报告上说,“也缺乏实施法规的能力”。人们还希望有国际上都能接受的生物安全标准,由于经遗传修饰的生物体是没有政治边界的,具潜害性状的生物体在一个国家释放、增殖后有可能把它们的基因传播到另一个国家的植物中去;另外,法规不健全的国家可能被用作其它国家所禁止的试验场所。为此,由 UNEP、WHO、UNESCO 及 FAO 在 1985 年联合组织成立了一个非正式的关于生物技术安全的特别工作小组,至今只是回顾了生物安全的现状,还没有提出任何建议。此外,如世界银行与洛克菲勒基金会等一些机构也正在考虑发展中国家的一些特殊需要。国际农业研究磋商小组(CGIAR)于 1989 年设立了一个“生物技术工作组”(BIOTASK),其主要任务是法规和环境释放的问题。

前面提到发达国家对经遗传修饰生物体释放的大致情况,下面介绍美国科学院外事秘书 James B. Wyngaarden(1992) 在“健康和技术”的报告中所提到的情况。在 1982 年前后美国公众对转基因生物的释放或大田试验后对环境影响的问题非常关注,到 1987 年国家专门制订了环境政策条例。条例要求对转基因生物释放的所有主要活动都要做出对环境的评价。此后,美国农业部接受了第一个大规模大田试验的申请。可是到 1989 年时美国白宫科技政策办公室的生物技术科学协作委员会还是提出要建立—个机构。这个机构按照“我们对有机体的特性以及有机体准备释放进去的环境的特性是否熟悉?我们能否确定或有效地控制这些有机体?如果引入的有机体或遗传性状比原先想象的持续时间更长,或者引入到了不是想要引入的环境中去时将会对环境产生什么样的影响?”这样的标准去评价危险的可能性。从本文前面提到引入外来种对生物多样性的破坏的事实来看,白宫提出建立一个机构的标准看来是正确的。事情发展到 1992 年 2 月,美国科技政策办公室总统执行办公室公布了一个称为“Scope 文件”。这个文件抵制了下列观点,即由生物技术,如重组 DNA 等新方式生产的产品必然或固有的比由老技术,如杂交育种更危险。国际著名杂志“自然”(Nature)的一个评论中称赞 Scope 政策是“与真的科学相协调的”和是一个“白宫的清楚思路”的产物。从而美国农业部接受作大田试验的数量迅速增加。到 1992 年 4 月累计已接受 314 项申请,其中 234 项已签发了许可证。据报告介绍,当一种实验植物或微生物已建立了一种当地的生态小生境时,还没有一个有害的例子。

与美国相反的是包括欧洲一些国家在内的其它国家持不同的态度。他们提出对新生物技术的产品和工序要加强特殊的规章控制。德国制定了许多规则来控制重组有机体在实验室和工业中的使用,奥地利也颁布一项与德国相类似的法律。总之,转基因生物释放看来还是一项很复杂的问题,不仅要看它们对包括生物多样性在内的环境的近期影响,还应注意到长远影响。发达国家和美国国内是反反复复,而德国、奥地利等国则持慎重的态度。

有关对由生物技术改变的任何活生物体的安全转让、处理、使用以及引进等问题,《公约》第 19 条“生物技术的处理及其惠益的分配”有明确的说明。第 19 条第 3 款上规定,“缔约国应考虑是否需要一项认定书,规定适当程序,特别包括事先知情协议,适用于可能对生物多样性的保护和持续利用产生不利影响的生物技术改变的任何活生物体的安全转让、处理和使用,并考虑该议定书的形式”。第 4 款的规定是“每一缔约国应直接或要求其管辖下提供以上第 3 款所指生物体的任何自然人和法人,将该缔约国在处理这种生物体方面规定的使用和安全条例的任何现在资料以及有关该生物体可能产生的不利影响的任何现有资料,提供给将要引进这些生物体的缔约国”。

在发展中国家中我国在生物技术研究方面还是比较先进的,已获得不少数量的转基因植物,可以或已经进入大田试验,个别的甚至已接近可推广的水平。我国又是《生物多样性公约》缔约国之一。但对转基因生物的使用、处理、释放、安全转让及引进等都还未见到有关法规的发布。政府有关主管部门应该根据《公约》第 8 条,(g)款及第 19 条第 3 款、第 4 款的规定制定有关的法规,公诸于众。

5 生物技术与《公约》其它有关问题的关系

在 DNA 双螺旋结构论文发表 20 年后,在 70 年代初美国旧金山加利福尼亚大学分子生物学家赫伯特·博耶与斯坦利·科恩等利用重组 DNA 技术从哺乳动物基因组中切割了

一个基因,将它插入大肠杆菌获得成功。这一巨大的突破意味着可以克隆动物基因。很快就被风险资本家鲍勃·斯旺森抓住机遇,说服了博耶成立了世界上第一个利用重组 DNA 技术制造蛋白质用于治疗人体疾病的公司。同时生物技术作为一个产业从此诞生了。

生物技术作为一种产业并不是一帆风顺,经过了 70 年代和 80 年代的专利战、临床试验失败等考验以及世界市场的波动等等原因,使投资者对生物技术时而支持,时而不支持。造成生物技术产业长期徘徊甚至亏损。随着技术不断地完善,这一局面已扭转,生物技术产业开始进入盈利和兴旺发展时期。生物技术作为一种高技术,需要高的投入,也必然有高的产出,如文中提到转基因绵羊生产药物 AAT。羊奶每升中含 AAT70 克,每克市场售价 100 美元,有人形容羊奶成了“液体黄金”。在 1993 年时美国的遗传技术公司(Genetech)营业额已达 5 亿多美元。预计 90 年代世界市场将出现生物技术产品销售的黄金时期。按保守的估计,美国 5 年后生物技术产品的销售额将达到 60 亿美元,10 年后可达到 200 多亿美元。

到了 90 年代,生物技术产业已经到兴旺发展的时期,这一点已成为世界各国的共识。因之,各个国家以至与生物技术有关的各个公司都关注生物技术以及与生物技术有关的内容如何反映到《公约》上。《公约》当然主要是政府间谈判的一个产物,国际上各种有影响的非政府组织也召开与《公约》内容有关的各种会议。由于《公约》会对发达国家中很多私营公司起到制约的作用,这些公司关心《公约》的每一条款、每一措辞是必然的,他们提出不少建议,这些建议对《公约》的产生起到重要的作用。联合国环发大会结束后不久瑞士 Giba-Geigy 公司农业部、种子分部的专利和法规经理 Duesing 博士撰文谈了《公约》对生物技术研究的影响一文。

读了 Duesing 博士文章后,知道这个《公约》是有几千份建议书的递交,包括 100 个以上的团体或国家的参加,经过多少次各种各样会议讨论后的一个产物。发展中国家与发达国家之间有很大的争议,争议的焦点与生物技术直接有关的涉及到遗传资源、技术转让、利益分享和知识产权等敏感问题。发展中国家往往是遗传资源丰富的国家,而发达国家则是掌握先进技术的国家。发展中国家关心的是不该把遗传资源无偿地给发达国家利用,而提供国却得不到利益,可是发达国家所关心的是《公约》将对生物技术工业的发展有负影响。最后,经过持续四年时间的争论、谈判,对绝大多数国家来说,以上四个敏感问题取得了大家可接受的结论。这些在《公约》的第 15 条“遗传资源的取得”,第 16 条“技术的取得和转让”,第 19 条“生物技术的处理及其惠益的分配”及其它有关条款中都有了充分的论述。即使这样,还有一部分包括美国在内的国家在环发大会期间还是未在《公约》上签字。直到 1993 年上半年美国政府首脑最终还是签了字。

这些条款的内容概括起来大致包括如下几个方面:

●确认各国对其自然资源拥有的主权权利,因而可否取得遗传资源的决定权属于国家政府,并依照国家法律行使;

●每一缔约国应酌情采取立法、行政和政策措施,让提供遗传资源用于生物技术研究缔约国,特别是其中的发展中国家,切实参与此种研究活动;可行时,研究活动宜在这些缔约国中进行;

●每一缔约国应采取一切可行措施,以赞助和促进那些提供遗传资源的缔约国,特别是其中的发展中国家,在公平的基础上优先取得基于其提供资源的生物技术所产生的成果和惠益。此种取得应按共同商定的条件进行;

●每一缔约国认识到技术包括生物技术属于专利和其它知识产权的范围时,这种取得和转让所根据的条件应承认且符合知识产权的充分有效保护;缔约国认识到专利和其它知识产权可能影响到本公约的实施,因而应在这方面遵照国家立法和国际法进行合作,以确保此种权利有助于而不违反本公约的目标。

上述几点概括地说明了《公约》之所以能为包括发达国家与发展中国家的世界各国接受的条件。一个拥有遗传资源但缺乏技术的缔约国,当他的某个遗传资源被另一个缔约国利用时,他可以通过利用这个资源参与研究工作,获得利用这个资源的技术以及遗传材料或资源作商业开发后得到财政利益的分享。而拥有技术又缺乏遗传资源的缔约国也可以从获得某种特定的遗传资源、技术转让以及共同商定条件的利益分享中得到惠益。而在知识产权问题上,《公约》第16条第2款中又有明确的规定,即“此种技术属于专利和其它知识产权的范围时,这种使用和转让所根据的条件应承认且符合知识产权的充分有效保护”。这也就解除了对发达国家的生物技术工业的发展起到不利影响的顾虑。

80年代后期开始,生物多样性的保护与持续利用已逐步引起我国科学工作者及政府有关部门的关心。已有不少的出版物出版(汪松等,1990;陈灵芝等,1993;钱迎倩,1992,1994;Duesing,1994),其中有少数文章介绍过生物多样性与生物技术的关系(钱迎倩,1994;Duesing,1994)。我国作为《公约》的缔约国之一,将会陆续制定国家级的生物多样性保护和生物资源持续利用的策略和计划。

参 考 文 献

- 马克平,钱迎倩.1994.《生物多样性公约》简介.中国科学报,1994年4月29日,第三版
- 汪松,陈灵芝(主编).1990.中国科学院生物多样性研讨会会议录.北京:中国科学院生物科学与技术局世界资源研究所等.1992.中国科学院生物多样性委员会译.1993.全球生物多样性策略.北京:中国标准出版社
- 陈灵芝(主编).1993.中国的生物多样性—现状及其保护对策.北京:科学出版社
- 钱迎倩.1992.生物多样性的保护与永续利用.科技导报,(5):36—38
- 钱迎倩.1994.生物多样性与生物技术.中国科学院院刊,(2):40—44
- Duesing, J. 1992. 王静译.1994.《生物多样性公约》及其对生物技术研究的影响.生物多样性,2(2):118—124
- FAO. 1991. *Biotechnology and Plant Genetic Resources and Elements of a Code of Conduct for Biotechnology*. Rome: Commission on plant genetic resources, Fourth Session, 15—19, April
- Wyngaarden, J. B. (袁萍译). 1992. 健康和技术. 生物工程进展, (5): 33—39

第十六章 野生动物管理与持续利用

宋廷龄

与农作物、牧草和森林一样,野生动物也是土地生产出来用于改善人类生存质量的产品之一。既然是土地利用的产品,人类自然会关心产品的数量和质量,并寻找增加产品数量、提高产品质量的方法和途径。经过长期的探索和实践,人类逐渐获得了经验,在总结经验的基础上,人类创建了以让土地持续性生产出更多的有益于人类的野生动物为目的的科学—野生动物管理学。

1 野生动物的概念

野生动物一般是指那些在其进化过程中已经适应了的环境中栖息、不受人为管束的动物。野生动物的概念有广义和狭义两种:广义的野生动物包括了自然界中从低等原生类到高等哺乳类的所有自由栖息的动物种类;狭义的野生动物概念常因时间及地区而变化。在 30 年代的欧洲和美国,野生动物这一名词几乎等同于狩猎动物。随着人们知识的增加以及对动物尤其是脊椎动物价值的了解,目前欧美各国已倾向于把野生动物定义为所有自由栖息的脊椎动物(Bailey, 1984),这一变化已在他们的野生动物管理中得到充分的体现(Peek, 1986)。在我国,理论上使用广义的概念作为野生动物的定义(中华人民共和国野生动物保护法),但在实践中则常把那些珍稀、濒危、有益的或者有重要经济和科学研究价值的动物种类作为野生动物管理工作的主要对象。

尽管,野生动物也是土地利用的产品之一,但对比农作物、牧草和林木,它有着自己的特性。首先是野生动物对环境的依赖,长期的进化适应,使不同的野生动物种类对自己生存的环境包括生物和非生物两个方面的因素产生了很强的依赖性。一旦环境发生剧烈的变化,就可能导致物种灭绝。此外,人工对野生动物进行驯化培育,会使其丧失自由栖息在相应环境中的属性,而从野生动物中分离出来,成为人工饲养的品种而不再是野生种类。第二、野生动物虽是土地生产的产品,但它却不象农作物、牧草等需占用专门的土地。尽管野生动物的生存和繁育后代也需要自己特定的栖息空间,但却毫不影响或基本上不影响其它占地资源的存在。当然,野生动物种群数量过多时会给草原、森林、农田带来危害,控制这种危害正是野生动物管理工作的一部分。第三、野生动物具有广泛的用途,它除食用和药用之外,还是工业的原料,医学研究的实验对象,家畜家禽改良种质来源,生态系统能量交换的中间载体,自然环境质量的标志。人类社会许多学科的建立和发展,以及某些新技术的发明、新产品的开发,均得益野生动物的启迪。随着科学的发展及技术手段的进步,野生动物的用途还会更加广泛。

2 人类在野生动物管理方面的早期实践

我国最早见诸文字的野生动物管理的实践可以追溯到公元前 11 世纪至公元前 256 年

的周朝。据《周礼》、《礼记》、《诗经》等文献记载,周朝曾制定了野生动物资源的保护管理法规。这些法规的内容主要涉及了限制狩猎、建立猎场以及行政管理等三个方面。不准捕杀雌兽和雌鸟,划定狩猎季节和禁止灭绝种群的合围式狩猎方法是为限制猎取量采取的措施;建立专门用于狩猎活动的猎场则是将生产野生动物作为利用土地的一种方式;设立专门的官员,禁止在非狩猎季节买卖野生动物及其产品是行政管理野生动物的手段。此外,在当时为了满足天子和诸侯狩猎娱乐的需要,也出现了饲喂野生动物作为狩猎对象的活动。上述野生动物管理的实践为我国历代王朝所沿袭,尽管有些变动,但基本框架没有大的改变,这可从13世纪来我国的意大利人马可·波罗的记述中得到证实(Leopold,1933)。

记述欧洲各国野生动物管理方面工作的文献出现于14世纪。在英格兰亨利七世和亨利八世都曾制定过狩猎法,主要内容是限制狩猎的数量。到亨利八世增加了奖赏消灭天敌的条文。同样的狩猎法也出现在14世纪的苏格兰。德国在14世纪开始对鹿类动物加以保护和管理。森林管理人员进行巡逻,查处偷猎者并捕杀鹿的天敌。狩猎许可证制度严格控制了猎人的数量,猎获动物往往还需交纳很高的猎物费(Peek,1986)。东欧各国的狩猎活动多以鹧鸪和鹌鹑为对象,为补充狩猎的损失,出现了人工饲养用于狩猎的鸟类的活动(Leopold,1933)。

在北美洲,土著居民从野生动物中获取维持生存的最基本食物和服装。未见到任何记载土著居民对野生动物加以管理和当时狩猎活动给动物的生存带来危害的文献。在欧洲移民来到北美大陆以前,当地土著居民仍生活在原始社会的末期。他们以自己的方式与众多的野生动物和谐相处,共同生活在这块辽阔的土地上。

人类社会对野生动物加以管理的早期实践始终是以限制狩猎量为主要内容。在13至15世纪时,欧亚大陆各国管理野生动物资源的手段有了进步。在限制狩猎量的同时,人们开始采用控制天敌的数量、查处偷猎行为来减少动物资源的流失,并辅以保护动物栖息的环境和为动物创造适宜的生境、补充饲料的方法来促进野生动物数量的增加。这些实践活动的目的就是使野生动物资源得到持续利用。尽管当时的管理手段和方法仅凭经验,缺乏理论基础,但这些实践活动为野生动物管理学的确立打下了基础。

3 野生动物管理学的建立及其发展

当人类社会进入近代以后,工业革命带来的生产力的发展在改善人们生活的同时也极大地改变了自然环境。砍伐森林修建铁路、排干沼泽种植粮食,为了获得美好生活,人们向自然界无情地索取,其后果是野生动物种群数量急剧下降,许多物种濒于灭绝。人们开始认识到,我们不能生活在只有面包和黄油的社会中,我们还需要阳光、森林、野生动物,要让周围的环境变得更有利于人类的生存(Leopold,1933)。于是野生动物的管理重新受到人类的重视。与以前不同的是人们开始认识到环境变化对野生动物生存的重要意义,并接受了通过控制环境实现野生动物管理目标的思想。

1902年美国的Roosevelt等人第一次提出了通过明智地利用野生动物资源实现保护的目的概念。他们认为野生动物、森林、草场和水源均属于可以再生的资源,只要明智地加以利用,将利用量限制在年度生产量范围内,这些资源就可以永不枯竭。这个概念将自然资源作为一个整体,并将科学作为实现持续利用的工具。生物学的知识被引入野生动物管理领域,用于调查动物的数量、控制生境和防治疾病(Maxwell,1911;Allen,1924;Allen等,1926)。

野生动物管理学的最终确立是在本世纪 30 年代初。担任美国狩猎动物保护协会主席的 Aldo Leopold (1993)总结了以往野生动物管理的实践以及明智地利用可再生资源可使资源永不枯竭的概念,撰写了人类历史上第一部野生动物管理方面的专著《狩猎动物管理》(Game Management),初步阐述了野生动物学的基本原理。Leopold 将野生动物管理学定义为“使土地生产供娱乐用的、产量持续稳定的狩猎动物的一门技术”。这一定义对野生动物管理学的发展方向产生了长远的影响。以后虽然很多学者又提出一些定义(Bailay, 1984; Peek, 1986),但定义的实际内容均未有多大的变化,只是将狩猎动物扩大到有价值的野生动物。由于 Leopold 对野生动物管理学的开创性贡献,他被尊为“野生动物管理学之父”。在美国各所综合性大学里几乎都开设了野生动物管理学的课程,有些大学还成立了野生动物管理学系或学院。

在野生动物管理学建立之初,狩猎动物被作为主要的研究对象。“明智地利用资源”和“人类与土地和谐共处”的思想是该学科领域的指导思想(Leopold, 1949, 1953; Bailey, 1984)。了解野生动物的生活习性和生态特性,为它们提供良好的生境,使其繁殖出更多的可加以利用的个体成为管理工作的主要目标之一。围绕这一目标在本世纪 30~50 年代进行了大量的工作,研究报告不胜枚举。这种倾向也反映在野生动物的行政管理方面。在 30~50 年代美国国会通过的有关野生动物的法律和法规也主要是限制野生动物资源利用的程度和为野生动物提供生境。

60 年代以后,随着知识和管理经验的积累,人们越来越倾向于将自然界作为一个整体,野生动物是其中的一个组成部分。野生动物学家、林学家、草原经营者、鱼类学家和环境科学家等参与自然及自然资源保护和利用的人们一致在寻求多重利用土地的途径和方法(Ahlen, 1968; Allen, 1973; Bandy 等, 1972; Vance, 1976),并将管理工作扩展为狩猎动物经营管理、非狩猎动物的保护及濒危物种的挽救三个方面。野生动物管理学成为自然及自然资源保护工作的组成部分。

4 野生动物管理学的基本原理

4.1 野生动物是土地产品

土地是孕育一切生命形式的母体,不仅直接生根于土地的植物和微生物离不开土地,野生动物也同样离不开土地。首先,土地为野生动物提供了生存空间;其次土地上生产的植物将阳光和空气固定为碳水化合物,并从土壤中存在无机物质汲取营养元素合成蛋白质等有机物质,这些物质构成了野生动物赖以生存的食物来源。肥沃的土地生产的野生动物的数量和质量也要高于贫瘠的土地(Danny, 1944; Crawford, 1946)。尽管野生动物并不占有专门的空间,但其它利用土地的方式将会影响动物生境的质量。如集约化的农业、林业和牧业生产将会降低野生动物的食物与隐蔽条件的多样性,并使这些地方变得不适应于或不完全适于野生动物生活。应该改变传统的那种可以在不适宜其它用途的贫瘠土地上发展野生动物的错误观念。

4.2 野生动物的生存密切依赖于生境

野生动物生存所必需的三个基本因子,食物、水分和隐蔽条件均来自其栖息的生境。不仅生境所能提供的食物数量和质量影响着野生动物的种群数量和个体质量,而且食物数量和质量能否满足动物在生命各阶段和一年中各季节的要求均对野生动物的生存状况有重要

的影响。此外,生境提供的食物种类和数量又受到植被演替进程的影响,而动物对植物和植被的利用又影响到植被演替的过程和食物的数量和质量,这是一个动态的相互作用的过程。

水源及其空间配置也制约着野生动物的生存和繁殖。尽管有些动物种类不需要从自然界中的天然水源中获取水分,但它们也需要从食物中获取维持生命的最低水分。许多时候,水源及其空间配置均可影响生境的质量。

隐蔽条件是动物需要从生境中获得的另外一个生存必需因素。缺乏隐蔽条件会使动物因暴露在不利的自然条件之下而死亡或增加被天敌捕食的机会。隐蔽物与食物和水源三者间的距离往往也会影响生境的质量。同样在不同季节和生命的不同阶段中,野生动物对隐蔽条件的要求也不相同。如刚刚出生的幼体对隐蔽条件的要求要高于成年个体。植被的演替过程也会给隐蔽条件带来相应的变化。

因此,确定野生动物对环境的需要,并根据它们的需要对生境状况进行改造,使之适应生产更多的野生动物个体的要求是动物管理学研究中的重要课题—野生动物和生境之间关系的重要内容。这些课题在野生动物管理研究中占据重要的地位,历来受到野生动物学家、生态学家、林学家、草原学家、野生动物管理工作者的重视,成为最活跃的研究领域。

4.3 出生率和死亡率

野生动物种群具有通过繁殖增加个体数量使种群不断扩大的能力。往往由于环境中不利因素的限制,野生动物又往往不能实现其繁殖潜能。为了获得持续稳产的野生动物,就要对其繁殖进行研究,寻找帮助它们实现自身具有的繁殖潜能所必需的条件,来增加新繁殖的个体数量。

环境中的不利因素往往也会造成动物个体在未达到它们的生理寿命的年龄时就发生死亡的情况(Cook 等,1971)。除因年老而死亡和天敌捕杀的正常死亡现象以外,在野生动物中更经常发生的是因疾病、自然灾害、食物和水分短缺等原因造成的非正常死亡。非正常死亡往往减慢种群扩大的速度,降低野生动物的产量。改善野生动物的生存条件,降低动物死亡率也是野生动物管理学的研究内容之一。

4.4 容纳量

容纳量是指在一定的空间范围内,野生动物生活的环境在一年中最不利于野生动物生存的季节里所能维持的特定质量的最大种群量(Dasmman,1964)。容纳量是从牧场管理学借用来的。在牧场管理学中容纳量是牧场能够养的可以得到最大持续性生产量的牲畜头数(Stoddart 等,1955)。这一借用名词在野生动物管理学中得到广泛的应用(Edwards 等,1955),但其含义有了进一步的扩展(Bailey,1984)。在野生动物管理学中容纳量的定义包括下列概念:(1)容纳量是生境的一个特征(2)动物需求因子的有限性决定着容纳量的多少;(3)这些需求因子的任何一种组合都有一定的限度;(4)容纳量随需求因子数量的变化和动物对它们需求的变化,而不断变化;(5)动物的质量和生产力受容纳量的制约,同时又对容纳量的多寡产生影响;(6)虽然动物的数量会影响生境的状况,但是处于容纳量水平上的动物数量不会引起生境持续性退化。所以容纳量是生境能够养活某一特定质量的动物的数量,同时又能使动物对生境资源的破坏保持在一定的但不是逐渐加重的水平上。容纳量受管理目标的影响而有不同的类型,常在实践中应用的容纳量的类型有生态容纳量和经济容纳量两种。

4.4.1 生态容纳量(Ecological carrying capacity)

生态容纳量是指仅由野生动物生存环境中有限的生境资源所决定的容纳量,以种群的密度来表明容纳量时,生态容纳量有下列三种类型:

4.4.1.1 维持密度(Subsistence density)

维持密度是指环境提供的食物所能维持的种群数量。这一密度仅见于草食动物。当种群数量达到这一密度时,种群的个体体况和生境条件都已很差了。由于维持密度是生态密度的极点,此时动物的繁殖力较低,疾病和恶劣的气候均会引起动物的死亡,天敌捕杀也是造成死亡的重要因素。

4.4.1.2 安全密度(Security density)

安全密度是指生境提供的隐蔽条件使动物种群数量不因天敌捕食而发生大变化时的密度。在安全密度下,种群中个体间的社会不相容性可能会使一些动物离开隐蔽条件较好的生境。这些个体遭天敌捕杀的机率也将升高。但那些等级序位高的个体占据着安全条件好的生境,并有着较高的生育力。

4.4.2 经济容纳量(Economic carrying capacity)

经济容纳量是由人们为了获得经济利益所确定的最大种群密度。常见的经济密度有两种形式:

4.4.2.1 最大猎取密度

最大猎取密度指某种生境能养活的可以维持最大持续性收获量的动物密度。这一密度往往只有维持密度的一半。处于最大猎取密度的动物质量和生境质量都是比较好的,这一密度是靠人的狩猎活动来实现的。处于最大收获密度的种群中,幼龄动物的比例大,种群加倍所需周期短。

4.4.2.2 最小危害密度

这一密度主要是针对竞争和天敌物种讲的。这一密度是指要使某一物种(天敌或竞争种)的数量保持在使人类的经济利益损失程度最小,但又不会绝种的密度上。这一密度是一控制性密度。一般来讲,较低的密度水平,会使动物的繁殖力增大,种群质量和生理条件也十分优越。生境对这些种群来讲十分优良,这些有利因素又会促使动物种群数量的增加。因此,只有不断地对这些种群进行猎捕,才能将其控制在人们期望的水平上。

容纳量对于种群来说不是不变的常量,它随着各种条件的变化而产生波动。所以容纳量只是在特定条件下才能成为一个相对的常量。影响容纳量变化的因素主要有:气候的变化、植被、土壤的质量、食物的可获得性、动物对食物和空间等资源的竞争、捕食动物的数量波动、疾病、种群密度的变化和社群行为等。容纳量的原理是野生动物管理学的重要原理之一,对野生动物的管理有重要的指导意义。

5 种群动态与逻辑斯蒂模型

种群动态是指因种群数量、种群年龄结构、繁殖率、死亡率及种群内个体间相互关系的变化而引起的种群的数量变动。研究野外种群动物个体间以及动物与环境间的关系方面的种群动态学的工作已有很多(Leopold, 1943; Allen 等, 1949; Lack, 1954; Errington, 1956; Keith, 1963; Caughley, 1976; Seidensticker 等, 1973),种群数量变动的模型也有一些,其中对野生动物管理学意义最大的种群动态模型是逻辑斯蒂模型,简称S型曲线。因为这个模型不仅考虑到动物而且也包括动物和它们生境之间相互作用的内容。种群密度变化对种群及

环境的影响在这一模型中得到充分的表现。

建立逻辑斯蒂模型的两个假设是 (1)将物种引进到一个环境资源有限的稳定环境中, 物理环境是稳定的, 气候不发生逐年变化, 没有其它可以影响生境质量的动物种群; 任何环境的变化均是由引进种群的数量变化造成的。由于环境的有限性和时间的增加, 种群数量也增加, 导致种群密度加大。(2)以繁殖率或死亡率或是两者共同表示的环境阻力是受密度制约的。

当把物种最初引种到一个有限的环境之中, 由于开始时种群数量少, 使环境成为相对理想的无限环境, 种群的生物学潜力充分发挥, 种群以指数形式增长(图 1A)。由于环境是有限的, 随着种群数量的增加, 环境阻力也逐渐增加。在逻辑斯蒂模型中, 环境的阻力是用单位时间内出生的个体减少(出生率降低)或死亡个体增加(死亡率升高)或者二者同时出现来表示的。从生物学潜力中减去环境阻力的影响就得到了逻辑斯蒂模型的增长曲线。在种群数量快速增加到一个转折点后, 种群增长的速度变慢, 直至达到一个相对稳定点(图 1B)。此时种群的出生率与死亡率相抵, 种群数量相对稳定。在逻辑斯蒂模型中, 曲线顶点的渐近线所表示的种群数量即为容纳量。当种群数量达到环境容纳量的水平时, 动物的质量及生境的质量都很低。

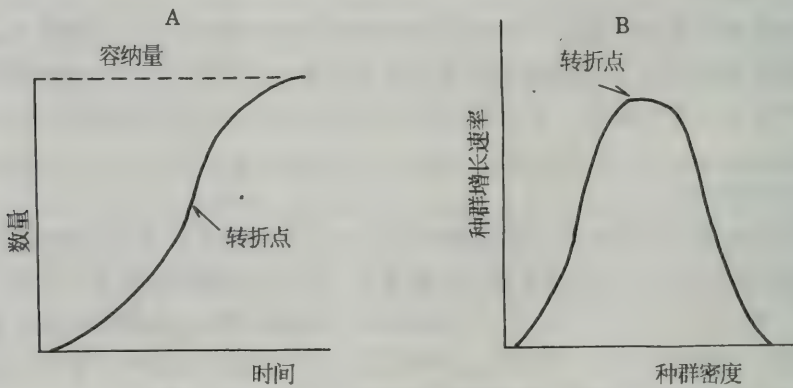


图 1 种群增长的逻辑斯蒂模型

尽管逻辑斯蒂模型能较好地反映动物与环境间的关系, 但是该模型尚不能直接用到野外的野生动物种群中。因为这些种群是生活在不稳定的环境中, 因此环境容纳量是变动的。在逻辑斯蒂模型中, 种群数量不会超出环境容纳量。但在实际中至少有两种情形会使种群数量暂时性地超出容纳量。第一种情形是由于恶劣的气候或人类活动的影响使容纳量出现暂时或永久性的降低; 第二种情形是动物长期过度采食引起生境质量恶化, 使环境容纳量下降。由于时滞的作用, 此时种群数量在短时期内会超出容纳量, 但很快种群数量会因死亡率增加而减少。这种情形出现在圣·马修岛的驯鹿种群引种中(Klein, 1968)和新西兰的塔尔羊的种群引种中(Caughley, 1970)。

尽管逻辑斯蒂模型的完美情形尚未出现在任何一个生存在自然环境中的动物种群中, 但因其较好地反映了动物与环境间的关系, 这个模型仍成为野生动物管理学中持续利用原理的出发点, 并被广泛接受。

6 持续利用原理

野生动物管理学的终极目的是要达到对野生动物资源的持续利用。持续利用的理论问题是当今世界日益关注和深入研究的领域,并已提出了一些基本理论。虽然这些理论还不够完善,但这些理论在指导动物资源的持续利用方面具有重要的意义。

6.1 最大持续产量的理论(Maximum sustainable yield)

这一理论简称为MSY理论。它是指使可更新资源提供最多的产量,但又不影响和危害其种群的增长,从而实现长期持续利用目的的理论。

该理论的基础是逻辑斯蒂模型(Ricker, 1954; Gross, 1969; Wagner, 1969; Holt 等, 1978),其要点为种群增长的速度受密度制约。在种群数量较低时,种群增长的速度较慢;当种群数量接近 $1/2$ 容纳量时,种群增长的速度开始加速;当种群数量达到 $1/2$ 容纳量时,种群增长的速度开始减缓,此点是增长速度由逐渐增加变为逐渐降低的拐点。当种群数量达到容纳量时,种群增长速度为零。种群的出生率与死亡率大致相等,种群数量不再增加。因此,采用狩猎或其它方法利用野生动物,使它们的种群数量始终保持在 $1/2$ 容纳量的水平上,不仅可以使种群增长速率始终保持在最高点上,同时我们也可以实现最大限度地持续利用野生动物资源的目的。

简明、直观是这一理论的特点,但在实际中应用这个理论却是较为复杂的。首先确定环境容纳量就是很困难的,因为环境容纳量受许多因素的影响,是一个变动的数值。另外,野生动物种群数量增长模型受诸多因素影响,也不完全符合逻辑斯蒂的模型。因此MSY理论的适用性受到一定的限制,但它探索了对资源进行持续利用的途径,为进一步的理论研究开辟了道路。

6.2 资源经济学原理

MSY理论只考虑了资源收获量的问题,而没有考虑获得资源付出的成本和得到的收益。为此出现了将经济成本和收益一起加以考虑的资源经济学原理。这一理论最早应用于渔业生产,但这一原理也同样适用于其它野生动物。

该原理的要点是在收获野生动物产品时监测成本的支出。当种群数量大于 $1/2$ 容纳量值时,此时收入和成本比达到最高值;当种群数量低于 $1/2$ 容纳量时收入和成本比降低。考虑到资源储备,当收入与成本比值开始下降时即应停止收获野生动物的活动,才能获得持续性的最大收益。否则将会出现对资源利用过度而损害持续利用的长远利益的现象。

6.3 最适产量理论(Optimum sustainable yield, OSY 理论)

最适产量理论是在考虑最大持续收获量,又考虑经济收益和眼前与未来比重的资源产量理论。其主要内容是:根据环境容纳量、种群内禀自然增长率、经济成本、经济收入和未来的经济利益来确定资源利用的最适量。由于这个理论吸收了最大持续产量和资源经济学原理的长处,是一种较好的理论模型,但是这个理论没有考虑种群数量波动和容纳量变化等问题,不是动态模型,在应用时需进行修正。

7 公众教育

公众教育是野生动物管理学的内容之一,在野生动物管理学的发展过程中逐渐受到重视。由于野生动物栖息地往往与人们对土地的利用密切相关,所以提高人们对野生动物价值

的认识对野生动物管理工作的成败是至关重要的。因为,只有在得到公众的理解和配合,改造栖息地的活动以及控制狩猎量等管理措施才能得以实施。在发达国家中,公众教育受到广泛的重视。在各大大学及政府的野生动物管理机构、国家公园、自然保护区、禁猎区均设立了公众教育中心,对公众提供免费的和收费的教育。这些教育活动使公众充分认识到野生动物在提高他们生活质量方面的重要作用,并使其积极参与野生动物管理和保护活动。如每年春天都有许多普通百姓参加培训并参与鸟类及鹤类资源的调查活动。笔者在1991年春天访问位于美国威斯康星州的国际鹤类基金会时曾参加了这一活动。公众对野生动物管理和保护活动的热情,给我们留下了十分深刻的印象。今天,在发达国家中已有一些公众愿意为保护野生动物付出少获得些经济收入的代价。公众的这种态度对野生动物的管理起到了促进作用。

8 主要研究方法

由于野生动物管理学的研究对象是野生动物种群、动物种群与环境间的关系、种内个体间关系和种间关系,因此研究方法也就包括了种群、种群与环境、个体间和种间等四个方面。

8.1 种群数量调查

这是野生动物管理中最为重要的数据基础,只有掌握了动物的种群数量,才能对该种群的生存现状及发展趋势作出判断,并寻找到切实可行的管理措施。

在野外进行动物的数量调查较为困难,因为动物是活动的,大多数种类均栖息生境条件复杂的森林或人迹稀见的崇山峻岭之中,还有许多动物在晨昏活动,这就更增添了工作的难度。目前常用的动物数量调查法分为两类,一类是绝对数量调查法,另一类是相对数量调查法。

8.1.1 绝对数量调查法

这一调查方法是准确计数在某一地区某一时刻内动物种群的数量。该方法多用于栖息在开阔的沙漠、草原、沼泽或裸岩生境中的动物种类上。调查工作常使用直升飞机,在空中计数地面上动物个体的数量。另一种经常采用的绝对数量调查法则是利用航空摄影技术或利用卫星拍摄某一区域内的动物种群,从照片上计数动物的绝对数量。Sinclair (1976)在非洲大草原研究非洲水牛(*Syncerus caffer*)时就采用了这种方法。

绝对数量调查法对人力、财力的要求很高,而且不适宜对栖息在森林中的动物进行调查,因此局限性较大。在国外这种方法常被用来调查水禽的繁殖种群及繁殖地上的海豹种群数量。在我国仅在丹顶鹤的研究中采用了这个方法(赵忠琴等,1985)。

8.1.2 相对数量调查法

相对数量调查法是指采用统计学原理选取样方,仅调查样方内的动物实体数量或动物活动留下的痕迹的数量。尔后,按照统计学的方法推算出某地区在某一时刻的动物种群数量。当调查对象为动物实体时称直接相对数量调查法;如调查对象是动物活动留下的痕迹,如足迹、粪便、巢穴等,则称间接数量调查法。目前国内外常用的方法为:

8.1.2.1 路线法 (Line transect)

又称样带法,这是目前国内进行动物数量调查时使用得最多的方法,其基本操作方法是采用随机抽样方法,选取若干条样线,路线的长度可以是不相同的,记录该路线上一定宽度内(宽度可以是固定的,也可以是变化的)遇见的所有动物个体与样线的垂直距离或直线

距离及动物与样线间的夹角。然后根据公式计算各样带上动物(或动物留下的痕迹)的密度方差(Hayne, 1949; Eberhardt, 1968; Gates, 1969)。如调查对象是动物活动留下的痕迹应确定换算系数, 由此推算出总面积上的动物种群数量估计值。详细介绍请参见 Anderson 等, (1976)。这一方法自提出后就得到广泛的应用, 并被不断地修改完善, 成为动物数量调查的经典方法之一。

8.1.2.2 标志重捕法(Mark-recapture method)

这是在野外工作中较为常用的方法。其原理为: 如将种群中的部分个体捕捉标志后再放回野外(M_1), 这些被标志的个体必然重新扩散到整个种群中。经过一段时间再次捕捉, 在第二次捕捉到的动物(N_1)中也必然会有一些已被标志过的个体(M_2)。如捕捉是随机的话, 那么在第二次捕捉到的个体中被标志个体所占的比例将代表所有被捕捉个体在种群(N)中所占的比例, 即 $M_2:N_1=M_1:(N-M_1)$ 。由此可以推算出种群的数量 $N=N_1 \cdot M_1/M_2+M_1$ 。这种方法在 30 年代即开始使用(Lincoln, 1930), 以后经过多次修改完善。目前已发展到采用多次标志多次重捕方法, 使调查的准确度大为提高。关于标志重捕方法的数学基础和几何意义请参见 Seber(1982)的著作。

8.1.2.3 相关比率变化法(Ratio-change method)

这种方法是通过捕捉一部分个体引起种群内相关比率, 如性比、年龄比等的变化来估算种群数量。这种方法常用在狩猎动物的数量调查方面, 也可用于采用夹日法调查小型哺乳动物的工作。

8.1.2.4 样方法(Quadrats)

这种方法是随机选取面积及形状固定的样方。查数样方内的动物个体数或动物活动的痕迹数, 运用统计学原理估计种群的数量。常采用的方法有哄赶或围赶法计数动物实体数量, 或者计数样方内的粪堆数或足迹(卧迹、巢穴)数量, 确定换算系数, 推算出样方内的动物数量, 再以此为基数计算种群数量估计值。

上述方法仅是简要介绍其工作原理, 具体操作方法及每种方法的适用范围这里不再赘述, 读者可阅读 Schemnitz (1980)和盛和林等 (1992)的著作。

8.2 种群动态监测

野生动物种群数量的变动趋势是野生动物管理学最为关心的问题, 尤其是保护区、禁猎区和猎场内的野生动物种群的数量变动是对管理措施有效程度的检验。此外, 由于经费及人力的限制, 不能每年都调查野生动物的数量(而且也没有必要), 因此, 监测种群动态变化是一项常规的管理工作。常用的方法介绍如下。

8.2.1 问卷调查

每年向在某一地区从事森林和草原管理活动的人和猎人发出问卷, 请他们回答在上一年度中他们遇见野生动物的频率和数量及他们认为在该地区野生动物数量是多了还是少了等问题。由此推断种群数量的变动趋势。

8.2.2 繁殖期鸣叫或吼叫声调查

在繁殖季节沿固定的路线在固定的时间内记录每公里距离内听到的鸟叫声或兽类的吼叫声的次数。长期坚持即可获得该地区繁殖种群的数量变动趋势。

8.2.3 动物痕迹调查

常规的作法是在调查地区内设立永久性的工作路线和样方。每年在固定的时间内检查

样线附近或样方内动物遗留的粪便、足迹链、卧迹、巢穴等的数量,由这些痕迹的数量变化来获得种群数量变化的趋势。

8.2.4 猎物调查

在发放每年度的狩猎许可证时,要每位猎人将其猎获的猎物的下颌骨(鹿类)或翅膀(雁鸭类、雉类)送到管理部门(Geis 等,1969)。由此可计算每年的狩猎量及被猎到的个体的年龄和性别。此外,在猎区各路口设立检查站,收取动物个体的胃或子宫还能获得动物食性及繁殖方面的信息,这是国外通常采用的监测种群数量变化的手段。

8.2.5 收购数量监测

对毛皮动物的监测通常采用调查毛皮的年度收购量或市场内毛皮的交易量的办法来获得种群数量变动的数据。

8.3 种群与环境间的关系

8.3.1 野生动物对生境的需求

生境的质量是由它们为野生动物提供的食物、水源、隐蔽条件及其配置状况决定的。因此要评价其质量首先必须了解动物种群的需求。食性、水分需求、无机盐的需求、隐蔽物的需求、以及隐蔽物与采食地和水源地的距离均是研究动物对环境需求的重要内容,常用的方法有下列几种。

8.3.1.1 食性研究

采用无线电遥控跟踪方法,确定动物采食地。根据食痕确定动物采食的种类及每种食物被采食的频率,同时测量动物采食场与周围隐蔽地和水源的距离。如没有无线电遥控跟踪装置,则采用随机选取调查路线,发现动物采食场后进行观察和测量的方法,获得必要数据。

8.3.1.2 水源

在自然界中,水源往往很充足。但在少数情况下,水源也会成为限制因子,如沼泽地排水、干旱等均可使动物发生意外死亡。水源质量也是影响动物利用生境的重要因素,因此监测水源质量也是野生动物管理的常规工作。除少数种类外,目前尚缺乏有关动物对水源的需求程度和方式的专门研究。

8.3.2 生境质量的评价和生境质量监测

在了解了野生动物对生境的需求后,我们自然就会对生境质量进行评价。寻找出种群发展的限制因子。在有针对性地对生境进行改良的同时,监测生境质量的变动。

在监测生境质量时,往往只对其中主要限制因子进行监测即可收到事半功倍的效果。植物学中的一些常规研究方法往往被借用到野生动物管理学中,其研究方法的选择往往取决于提出的问题,一般的常规方法详见 Schemnitz(1980)、Moore 和 Chapman(1986)。

8.3.3 动物个体间相互关系

动物个体间相互关系往往会影响动物对生境的利用,种群数量增长的速率等野生动物管理学所关心的问题。在这一面,野生动物管理工作较注重的是种群在繁殖期的配偶制度和占区行为。其较为经典的研究工作有 Collias 和 Jahn(1959)和 Wastson 等(1986)的著作。

8.3.4 种间相互关系

野生动物管理学注重的种间关系有资源竞争性种间关系和捕食性种间关系。前者多发生在不同的草食动物间和家畜与草食性野生动物间(Cole, 1958),后者发生在捕食动物与被捕食动物之间。

资源性种间竞争多半是指同域性分布的物种对食物、水源及隐蔽地的竞争,这种竞争常制约着环境容纳量的变化。研究方法也多采用分别研究竞争种类各自对资源的需要及这种需要的互相重叠的程度,继而确定竞争的程度,最后决定采用何种方法来减轻竞争。

捕食性种间关系是动物生态学中研究得较深入的领域之一,已提出了一些数学模型,如 Lotka—Volterra 模型等。但是野生动物管理学关心的是捕食动物的捕食对被捕食动物种群数量变动造成的影响。在野外很难获得捕食活动的直接证据,因此多采用分析捕食动物的粪便和捕食鸟类吐出的食团中被捕食动物的毛发、指甲等不易消化的部位,来确定被食动物在捕食动物的食物中占的比例。此外,剖检野外死亡个体的尸体也有助于了解动物死亡的原因,这方面的工作方法请参见 Sinelair(1976)和 Wobeser 等(1980)的著作。应该指出的是,目前已不赞成用捕杀捕食动物的办法来达到促进被捕食动物种群迅速增加的目的。因许多研究工作表明,捕食动物在控制被捕食动物种群数量方面的作用,远比估计的要低得多(Seidensticker 等,1973)。

9 展望

相对于生物学领域内的其它学科来说,野生动物管理学是一个年轻的学科,虽然从其最初提出至今不过 60 年的历史,但在这段时间里却得到了长足的发展。从目前的趋势来看,野生动物管理学将向三个方面发展。

第一个方面是野生动物管理学将成为一种产业化的学科。其工作对象将是那些可产生重要经济价值的种类,即狩猎动物、观赏动物。除去消耗性利用野生动物的传统方式外,生态旅游、观鸟、远足、野外宿营等活动都将成为野生动物管理学的重要工作内容。特别是非消耗性利用野生动物资源的方式将会很快地得到发展、完善,应该重视这方面的研究与生产实践。

第二个方面是非狩猎动物的管理。这是一些暂时尚未表现出其经济价值或者是对人类的利益有一定危害的种类。发现其潜在的经济价值,控制其对人类利益的危害将是野生动物管理工作的重要内容。

第三个是濒危珍稀物种的保护与管理。目前倡导的保护生物学就是从野生动物管理学分出来的。研究濒危物种对生境的需求、造成物种濒危的原因、物种灭绝的可能性、分析物种的生存力、确定保存这些物种所需要的最小种群数量,是该领域的热门课题。自 80 年代以后,由于实验手段和计算机技术的发展,保护生物学的发展极为迅速。其研究工作将会促进野生动物管理学理论的发展,使其应用范围不断扩大。

我国的野生动物管理学在 70 年代以后得到较大的发展,至今已有许多科学工作者在从事这一方面的研究,其成果已得到世界的重视。今后,我们应注意国际上野生动物管理学的发展动态,瞄准该学科的前沿领域,为其发展做出贡献,并推动我国野生动物管理事业的发展。

参考文献

- 赵忠琴等. 1985. 大型水禽航空调查法. 野生动物, (4):25—27
盛和林等. 1992. 哺乳动物野外研究方法. 北京: 中国林业出版社
Ahlen, I. 1968. Research on moose—vegetation interplay in Scandinavia. In *Proc. 5th N. A. Moose Conf.*

and Workshop. Kenai, Alaska, 23—34

Allen, A. A. 1924. The grouse disease. *Bull. Amer. Game Prot. Assoc.*, January, 12—14

Allen, A. A. and A. O. Gross. 1926. Report of the ruffed grouse investigation 1925—1926. *American Game*, October

Allen, D. L. 1973. Report of the committee on North American Wildlife Policy. *Trans. N. A. Wildl. and Nat. Res. Conf.*, 38:152—181

Allen, W. C. et al. 1949. *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia

American Game Assoc. 1930. *American Game Policy*. 17th American Game Conference, New York

Anderson, D. R., J. L. Laake, B. R. Crain, and K. P. Burnham. 1976. *Guidelines for Line Transect Sampling of Biological Populations*. Utah Coop. Wildl. Res. Unit, Logan, Utah., 1—27

Bailey, J. A. 1984. *Principle of Wildlife Management*. New York: John Wiley & Sons. Inc

Bandy, P. J. and R. D. Taber. 1972. Forest and wildlife management: Conflict and coordination. In *Symposium on Wildlife and Forest Management*. Corvallis, Oregon Stat. Univ., 21—26

Caughley, G. 1970. Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in new release land. *Ecology*, 51:53—71

Caughley, G. 1974. Interpretation of age ratios. *J. Wildl. Manage.* 38: 566—567

Caughley, G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate population. In T. H. Coaker (ed.). *Applied Biology*. Vol. 1. New York: Academic Press, 183—246

Cole, G. F. 1958. Big game—livestock competition on Montana's mountain range lands. *Montana Wildl.*, (April), 24—30

Collias, N. E. and L. R. Jahn. 1959. Social behavior and breeding success in Canada geese confined under semi-natural condition. *Auk*, 76:478—509

Cook, R. S., M. Whiee, P. O. Trainer, and W. C. Glazener. 1971. Mortality of young white-tailed deer fawns in South Texas. *J. Wildl. Manage.*, 35: 47—56

Crawford, B. T. 1946. Wildlife sampling by soil types. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 11:357—364

Dasmann, R. F. 1964. *Wildlife Biology*. New York: John Wiley and Sons

Denny, A. H. 1944. Wildlife relationship to soil types. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 11:357—364

Eberhardt, L. 1968. A preliminary appraisal of line transects. *J. Wildl. Manage.*, 32:82—88

Edwards, R. Y. and C. D. Fowle. 1955. The concept of carrying capacity. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 20:589—602

Errington, P. L. 1956. Factors limiting higher vertebrate populations. *Science*, 124:304—307

Gates, C. E. 1969. Simulation study of estimators for line transect sampling method. *Biometrics*, 25:317—328

Geis, A. D., R. K. Martinson, and D. R. Anderson. 1969. Establishing hunting regulations and allowable harvest of mallards in the United States. *J. Wildl. Manage.*, 33:848—859

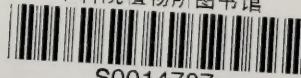
Gross, J. E. 1969. Optimum yield in deer and elk populations. *Trans. N. A. Wildl. Conf.*, 34:372—386

Hanson, H. C. and C. W. Kossack. 1963. The mourning dove in Illinois. *Tech. Bull. Ill. Dept. Cons.*, Springfield, 1—133

Hayne, D. W. 1949. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manage.*, 13:145—157

Holt, S. J., and L. M. Talbot. 1978. New principles for the conservation of wild living resources. *Wildl. Monogr.* No. 59, 1—33

- Keith, L. B. 1963. *Wildlife Ten—Year Cycle*. Madison. : Univ. Wisc. Press, 1—201
- Klein, D. R. 1968. The introduction, increase and crash of reindeer on St. Matthew Island. *J. Wildl. Manage.* , 32:350—367
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. London: Oxford Univ. Press, 1—343
- Leopold, A. 1933. *Game Management*. New York: Charles Scribner's Sons, 1—418
- Leopold, A. 1943. Deer irruptions. *Trans. Wisc. Sci. Arts and Letters.* , 35: 351—366.
- Leopold, A. 1949. *A Sand Country Almanac*. New York: Oxford Univ. Press, 1—266
- Leopold, A. 1953. *Round River*. New York: Oxford Univ. Press, 1—173
- Lincoln, F. C. 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U. S. Dept. Agric. Circ.* No. 1930, 118:1—4
- Maxwell, A. 1911. *Partridges and Partridge Manors* . London: Adam and Chales Black
- Moore, P. D. and S. B. Chapman 1980. *Methods in Plant Ecology*. (2nd ed.). London: Blakwell Sci. Publ.
- Peck, J. M. 1986. *A Review of Wildlife Management*. New Jersey: Prentice—Hall, Englewood Cliffs
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish and Res. Board Canada*
- Rossvelt, T. et al. 1902. *The Deer Family*. New York: Grossett & Dunlap
- Schemnitz, S. 1980. *Wildlife Management Techniques Manual*. Washington, D. C. : The Wildlife Society
- Seber, G. A. F. 1982. *The Estimation of Animal Abundance*, (2nd ed.). New York: MacMillan Publ. Co. Inc.
- Seidensticker IV, J. C. , M. G. Hornocker, W. V. Wiles and J. P. Messick. 1973. Mountain lion social organization in the Idaho primitive area. *Wildl. Monor.* , 35:1—60
- Sinclair, A. R. E. 1977. *The African Buffalo: A Study of Resource Limitation of Populations*. Chicago: The Univ. Chicago Press, 1—355
- Stoddart, L. A. , A. D. Smith, and T. W. Box 1955. *Range Management*. (3rd.ed.). New York: McGraw—Hill Co. , 1—532
- Vance, D. R. 1976. Change in land use and wildlife population in southeastern Illinois. *Wildl. Soc. Bull.* , 4:11—15
- Wagner, F. H. 1969. Ecosystem concepts in fish and game measurement. In G. M. Van Dyne (ed.). *The Ecosystem Concept in Natural Resource Managemant*. New York: Academic Press, 259—307
- Watson. A. and D. Jenkin. 1986. Experiments on population control by territorial behavior in red grouse. *J. Anim. Ecol.* , 37:595—614
- Wobeser, G. A. and T. R. Spraker. 1980. Post— mortem examination. In Schemmiz (ed.). *Wildlife Management Techniques Manual*. Washington, D. C. : The Wildlife Society, 89—98



S0014787

收到期 1999.9.1

来源 赠

书价 27.50元

单据号

开票日期

27461

58

生物多样性研究的原理与方

1994 年

借者单位	借者姓名	借出日期
------	------	------

2003年2月28日

2003年4月14日

2003年12月31日

2003年11月18日

2003年

58.181

141

27461



ISBN 7-5046-1801-2/Q • 57
 定价： 27.50 元